

CIRCULATE EXPERIENTIA

UNIVERSITY OF HAWAII
LIBRARY

SEP 22 '49



REVUE MENSUELLE DES SCIENCES PURES ET APPLIQUÉES
MONATSSCHRIFT FÜR DAS GESAMTE GEBIET DER NATURWISSENSCHAFT
RIVISTA MENSILE DI SCIENZE PURE E APPLICATE
MONTHLY JOURNAL OF PURE AND APPLIED SCIENCE

Editores:

A.v. MURALT · L. RUZICKA · J. WEIGLE

Bern

Zürich

Genève

Redactor: H. MISLIN, Basel

VERLAG BIRKHÄUSER AG. · BASEL 10

SUISSE - SCHWEIZ - SVIZZERA - SWITZERLAND

Vol. V - Fasc. 8

15. VIII. 1949

Fr. 2.50

SOMMAIRE - INHALT - SOMMARIO - CONTENTS

W. WUNDT: Die Flußmäander als Gleichgewichtsform der Erosion	301
P. D. NIEUWKOOP: The Present State of the Problem of the "Keimbahn" in the Vertebrates	308
A. I. VIRTANEN: On the Role of Substances present in the Seeds and arising in them during Germination in the Growth of Plants	313

Brèves communications - Kurze Mitteilungen - Brevi comunicazioni - Brief Reports

W. KUHN: Reversible Dehnung und Kontraktion bei Änderung der Ionisation eines Netzwerks polyvalenter Fadenmolekülonen	318
A. KATCHALSKY: Rapid Swelling and Deswelling of Reversible Gels of Polymeric Acids by Ionization	319
H. SCHALTEGGER: Die direkte Halogenierung des Cholesterins in der Allylstellung (C ₇ -Atom)	321
F. WESSELY, K. BENEDIKT und H. BENDER: Über Carbonsäuren von natürlichen und körperfremden Östrogenen	322
S. TOIVONEN: Zur Frage der Leistungsspezifität abnormer Induktoren	323
H. PRECHTL: Die Bedeutung des Vorderhirns für das Verhalten von Eidechsen	325
G. v. BÉKÉSY: Über die Mondillusion	326
R. VENDRELY et C. VENDRELY: La teneur du noyau cellulaire en acide désoxyribonucléique à travers les organes, les individus et les espèces animales	327
G. MILHAUD: Fractions protidiques du plasma et réaction au thymol	329
M. STEFANINI: The Speed of Consumption of Prothrombin and of Inactivation of Thrombin in Human Native Plasma	330
J. MELON, J. GOVAERTS et M. J. DALLEMAGNE: Influence de la folliculine sur le métabolisme calcique du pigeon étudiée à l'aide du radiocalcium	331
M. GOFFART: Calcium et action potentiatrice de quelques amines sympathicomimétiques sur la contraction du muscle strié non fatigué de mammifère	332
M. FÖLDI, G. SZABÓ, and S. ZSOLDOS: Diabetes Renalis in Diabete Mellito and the Sugar-proof Kidney (Disputanda)	333

Nouveaux livres - Buchbesprechungen - Recensioni - Reviews

Reiseerinnerungen an Deutschland. Von Jakob Berzelius (Verlag Chemie GmbH., Weinheim 1948) (Ref. F. Fichter)	334
The Perno-Triassic Formations. By R. L. Sherlock (Hutchinson's Scientific and Technical Publications, London, 1948) (Ref. P. Bearth)	334

Informations - Informationen - Informazioni - Notes

Studiorum progressus: P. J. FODOR: The Multiplicity of Lipolytic Enzyme Systems	334
Regenerationes: Literatursammlung für das Gmelin-Institut	336
Congrès - Corrigendum	336

EXPERIENTIA



L'EXPERIENTIA publiera:

1. des *articles originaux* sur les récentes recherches scientifiques écrits dans une des langues principales;
2. de *brèves communications*;
3. informera ses lecteurs des événements marquants de la vie scientifique, donnera des *comptes rendus concernant les récentes publications, les congrès et les assemblées*.

Die EXPERIENTIA stellt sich die Aufgabe:

1. durch *zusammenfassende Originalartikel* in einer der wissenschaftlichen Hauptsprachen von Autoren aus verschiedenen Ländern über Forschungsergebnisse berichten zu lassen, die im Vordergrund des Interesses stehen;
2. kurze *Mitteilungen* aufzunehmen;
3. durch Besprechung neuerschienener *Bücher*, durch Referate über *Kongresse und Versammlungen* sowie durch andere Mitteilungen über die bedeutendsten Ereignisse des naturwissenschaftlichen Lebens zu informieren.

EXPER.

L'EXPERIENTIA paraît le 15 de chaque mois. Vente et abonnement dans toutes les librairies suisses et étrangères, ou directement chez l'éditeur. Prix du numéro fr. 2.50. Abonnement pour un an fr. 24.— pour la Suisse; pour l'étranger fr. 28.—. Ces prix s'entendent en francs suisses.

Adresser toute correspondance touchant la rédaction de l'EXPERIENTIA exclusivement à l'éditeur soussigné.

Dernier délai d'admission pour les manuscrits: 35 jours avant la parution, c'est-à-dire le 10 du mois pour le numéro du mois suivant. Les auteurs recevront gratuitement, s'ils le désirent, 50 tirés à part. de format 14,5 sur 21 cm, sans couverture. Pour le prix d'un nombre plus grand et pour la couverture s'adresser à l'éditeur. Les tirages à part doivent être commandés *avant* l'impression du périodique.

Prix pour les annonces: $\frac{1}{4}$ page fr. 200.—, $\frac{1}{2}$ page fr. 120.—, $\frac{1}{4}$ page fr. 70.—. Placements spéciaux: prix sur demande. Demandes à l'éditeur.

L'EXPERIENTIA est imprimée en Suisse.

Editions Birkhäuser S.A., Bâle 10 (Suisse), Elisabethenstrasse 15
Tél. 498 00; adresse télégraphique: Edita Bâle

Die EXPERIENTIA erscheint am 15. jedes Monats und kann im In- und Auslande durch jede Buchhandlung oder direkt vom Verlag bezogen werden. In Belgien, Luxemburg, Dänemark, Schweden, Norwegen, Finnland, Tschechoslowakei, Portugal und Marokko nehmen auch die Postämter Bestellungen entgegen.

Der Abonnementspreis beträgt in der Schweiz Fr. 24.—, im Ausland sFr. 28.—; die Einzelnummer kostet Fr. 2.50.

Alle Zuschriften an die Redaktion sind ausschließlich an den Verlag zu richten. Redaktionsschluß 35 Tage vor Erscheinungstermin, d.h. am 10. des Monats für den folgenden Monat.

Die Autoren erhalten auf Wunsch 50 Gratisseparata im Format 14,5 x 21 cm, ohne Umschlag. Die Kosten für weitere Separata und für Umschläge sind beim Verlag zu erfragen. Separata sind *vor* dem Druck der Zeitschrift zu bestellen.

Insertionspreise: $\frac{1}{4}$ Seite Fr. 200.—, $\frac{1}{2}$ Seite Fr. 120.—, $\frac{1}{4}$ Seite Fr. 70.—; für Vorzugsseiten besondere Vereinbarung. Inseratenannahme durch den Verlag.

Die EXPERIENTIA wird in der Schweiz gedruckt.

Verlag Birkhäuser AG., Basel 10 (Schweiz), Elisabethenstrasse 15
Tel. 498 00; Telegrammadresse: Edita Basel

EXPERIENTIA si propone di pubblicare:

1. *articoli originali riassuntivi*, in una delle principali lingue usate dalla scienza, ad opera di autori di diversi paesi, su risultati scientifici di grande interesse;
2. *brevi comunicazioni*;
3. *recensioni di nuovi libri, relazioni di congressi e riunioni*, come pure altre comunicazioni su importanti avvenimenti nel campo delle scienze naturali.

The aim of EXPERIENTIA is:

1. to publish comprehensive articles embodying the results of recent scientific research. These will be written in one of the principal scientific languages and contributed by authors in various countries;
2. to publish *brief reports*;
3. to give information about the most important events in natural science by means of *reviews of the latest books, reports on congresses and meetings*, as well as through other communications.

EXPERIENTIA esce al 15 di ogni mese e può esser richiesta ad ogni libreria svizzera o estera, o anche direttamente alla casa editrice. Il prezzo del singolo fascicolo è di fr. 2.50. L'abbonamento annuo è di fr. 24.— per la Svizzera; all'estero fr. 28.—. I prezzi vanno intesi in valuta svizzera.

Tutti gli invii alla redazione di EXPERIENTIA vanno indirizzati esclusivamente alla sottoindicata casa editrice.

La redazione di ogni fascicolo si chiude 35 giorni prima del termine di pubblicazione, cioè al 10 del mese, per il mese seguente.

Gli autori ricevono, su desiderio, 50 estratti del formato 14,5 x 21 cm, senza copertina. Il prezzo degli estratti in più e della copertina viene indicato, su richiesta, dalla casa editrice. Gli estratti vanno ordinati *prima* della stampa della Rivista.

Prezzi per annunci: $\frac{1}{4}$ pag. fr. 200.—, $\frac{1}{2}$ pag. fr. 120.—, $\frac{1}{4}$ pag. fr. 70.—; per pagine speciali, accordi da stabilire. Gli annunci sono da inviare alla casa editrice.

EXPERIENTIA si stampa in Svizzera.

Casa editrice Birkhäuser S.A., Basilea 10 (Svizzera), Elisabethenstr. 15
Tel. 498 00; Indirizzo telegrammi: Edita Basilea

EXPERIENTIA is published on the 15th of every month and can be obtained in any country through the booksellers or from the publishers. The price per number is fr. 2.50, by annual subscription by inland-mail fr. 24.—; other countries fr. 28.—. Prices in Swiss currency. All communications to the editors should be addressed to the publishers. All manuscripts for publication in a given number must be in the hands of the publishers on the 10th of the preceding month.

The authors receive, on request, 50 reprints 14,5 x 21 cm without cover free of charge. For the prices of additional reprints and covers, inquiries should be addressed to the publishers. Reprints must be ordered *before* the number is printed.

Prices for advertising: $\frac{1}{4}$ page fr. 200.—, $\frac{1}{2}$ page fr. 120.—, $\frac{1}{4}$ page fr. 70.—. Advertisements should be sent to the publishers.

Published by Birkhäuser Ltd., Basle 10 (Switzerland), Elisabethenstr. 15
Phone 498 00; Telegrams: Edita Basle

Printed in Switzerland / E. Birkhäuser & Cie., Basel

Verzeichnis der Inserenten - Liste des annonceurs - List of Advertisers - Experientia V/7

Ciba AG., Basel
Lonza AG., Basel
Sandoz AG., Basel

Schwittiger AG., Basel
Kirchner AG., Bern
Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, Stuttgart

Birkhäuser AG., Basel
E. Mettler, Zürich

Leistung:
2 und 4 $\frac{1}{2}$ Liter/Std.



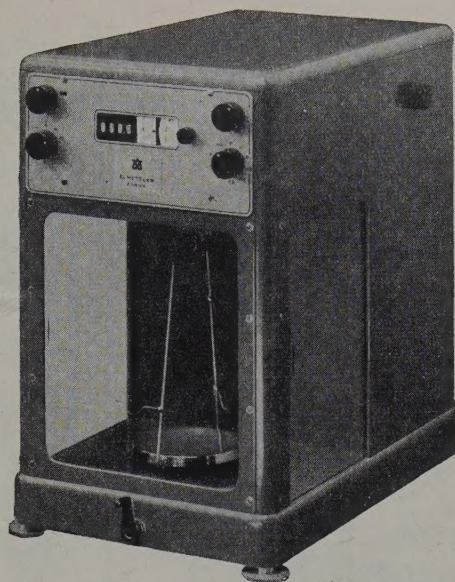
Elektrische Wasser-Destillierapparate

ganz aus Glas, mit patentiertem Quarzheizstab

CARL KIRCHNER AG., BERN

Telephon (031) 2 45 97

Freie Straße 12



METTLER Analysenwaagen

**Genau
Schnell
Sicher
Einfach**

Für sämtliche analytischen und
halbmikro-analytischen Arbeiten

Fabrik für Analysenwaagen

E. METTLER ZÜRICH

Pelikanstr. 19, Tel. (051) 25 25 70



E. Schick's
SCHWITTER AG
BASEL/ZÜRICH



Naturwissenschaftliche Rundschau

Unter Mitarbeit zahlreicher Fachgelehrter
Herausgegeben von Dr. H. W. Frickhinger

Erscheinungsweise: Monatlich 1 Heft, Format DIN A 4
Umfang 48 Seiten

Bezugspreis: Einzelheft sfr. 2.80, vierteljährlich sfr. 8.40

In den folgenden Heften werden u. a. erscheinen:

Prof. Dr. Max Delbrück, Californien:

Vermehrungsmechanismen von Bakteriophagen

Prof. Dr. Pascual Jordan, Hamburg:

Leben im Lichte

Prof. Dr. S. Behn, Bonn:

**Über den Einfluß naturwissenschaftlicher Entdeckung
auf die Weltanschauung**

Dr. med. Walther Jacobi, Tübingen:

**Die Bedeutung von Maß und Zahl im Leben der
Zellen**

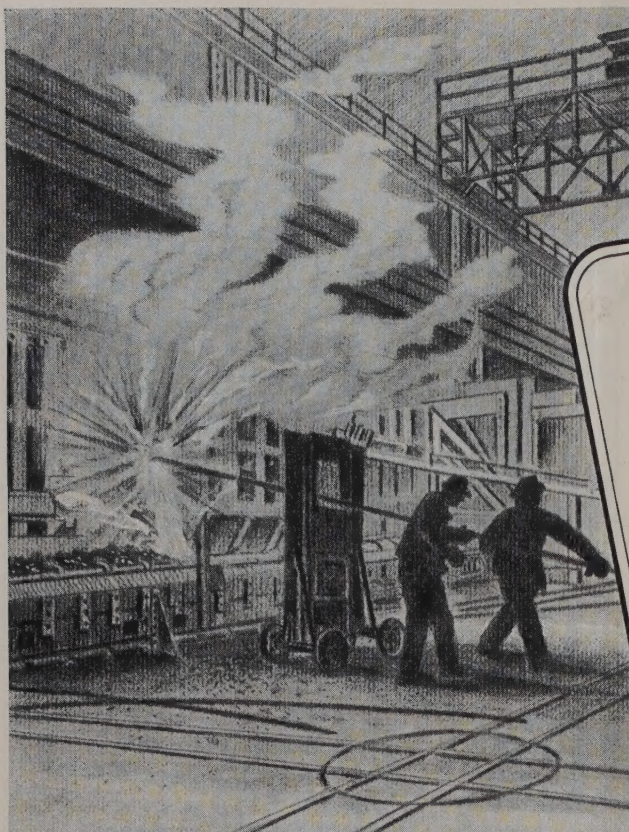
Prof. Dr. Fritz GroebBELS, Hamburg:

Biologie und Physiologie der Ernährung der Völker

Probehefte können jederzeit angefordert werden!

Der Bezug ist durch alle schweizerischen Buchhandlungen oder direkt
durch den Verlag möglich.

Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft m. b. H.
Stuttgart, Postfach 40



LONZA

Ammoniak, flüssig und wasserfrei, Salmiakgeist, Salpetersäure und Mischsäure aller Grädigkeiten – Ammonsulfat, Natriumnitrat, Ammonnitrat, Natriumnitrit – Formaldehyd, Acetaldehyd, Paraldehyd, Crotonaldehyd, Essigsäure, Eisessig, Essigsäureanhydrid, Natriumacetat, Pentaerythrit – Methyl- und Butylalkohol und deren Acetate – Aceton, Äthylacetat und Speziallösungsmittel, Celluloseacetat in allen Qualitäten – Dicyandiamid, Guanidinnitrat, Nitrobenzol, Anilinöl, Acetanilid.

LONZA ELEKTRIZITÄTWERKE UND CHEMISCHE FABRIKEN · AKTIENGESELLSCHAFT · BASEL

Bücher aus dem Verlag Birkhäuser

*Lehrbücher und Monographien
aus dem Gebiete der exakten Wissenschaft*

MATHEMATIK

	Fr.
ZWINGGI, E.: Versicherungsmathematik	27.—
FUETER, R.: Analytische Geometrie der Ebene und des Raumes	22.50
LINDER, A.: Statistische Methoden für Naturwissenschaftler, Mediziner und Ingenieure	18.50
OSTROWSKI, A.: Vorlesungen über Differential- und Integralrechnung, Band 1, Funktionen einer Variablen	47.50
OSTROWSKI, A.: Vorlesungen über Differential- und Integralrechnung, Band 2 und 3, Funktionen mehrerer Variablen.	*
STIEFEL, A.: Lehrbuch der darstellenden Geometrie	28.50
CARATHÉODORY: Funktionentheorie	*

PHYSIK

REICHENBACH, H.: Philosoph. Grundlagen der Quantenmechanik	23.—
GOMBAS, P.: Theorie- und Lösungsmethoden des Mehrteilchenproblems der Wellenmechanik	29.50

CHEMIE

NIGGLI, P.: Grundlagen der Stereochemie	32.50
BRANDENBERGER, E.: Röntgenographisch-analytische Chemie	28.50
KARRER, P., und JUCKER, E.: Carotinoide	43.—

EXPERIMENTELLE BIOLOGIE

GAUMANN, E.: Pflanzliche Infektionslehre	48.50
LEHMANN, F. E.: Einführung in die physiologische Embryologie	38.—
MURALT, A. VON: Die Signalübermittlung im Nerven	38.50
GAUMANN, E.: Die Pilze, ihre Entwicklungsgesch. und Morphologie	38.—

MINERALOGIE

MOOS, A. VON, und QUERVAIN, F. DE: Technische Gesteinskunde	33.—
BURKHARDT, J. J.: Die Bewegungsgruppen der Kristallographie	29.—
NIGGLI, P., und NIGGLI, E.: Gesteine und Mineralagerstätten. Band I	46.—

ASTRONOMIE

PAHLEN, E. VON DER: Einführung in die Dynamik v. Sternsystemen	36.—
NIEHAMMER, TH.: Die genauen Methoden der astronomisch-geographischen Ortsbestimmung	32.—
WALDMEIER, M.: Einführung in die Astrophysik	47.50

Lehr- und Handbücher der Ingenieurwissenschaften

STÜSSI, F.: Vorlesungen über Baustatik	38.50
MEISSNER, E., und ZIEGLER, H.: Mechanik, Band 1, Statik	36.—
MEISSNER, E., und ZIEGLER, H.: Mechanik, Band 2, Dynamik	32.50
JAEGGER, CH.: Technische Hydraulik	48.50
RUSTERHOLZ, A.: Elektronenoptik	29.—

KUHLMANN, K.: Theoretische Elektrotechnik, Band 1	*
KUHLMANN, K.: Theoretische Elektrotechnik, Band 2	26.50
KUHLMANN, K.: Theoretische Elektrotechnik, Band 3	*

Wissenschaft und Kultur

SPEISER, A.: Die mathematische Denkweise	14.50
FIERZ-DAVID, H. E.: Die Entwicklungsgeschichte der Chemie	21.50
GAMOW, G.: Geburt und Tod der Sonne	24.50
SPRAUB, H.: Die Geschichte der Bauingenieurkunst	22.50
NIGGLI, P.: Probleme der Naturwissenschaften	18.50

Industrie und Technik

FIERZ-DAVID, H. E., und MERLAN, E.: Abriß der chemischen Technologie der Textilfasern	36.50
COHEN, A.: Rationelle Metallanalyse	46.—
STÄGER, H.: Allgemeine Werkstoffkunde	46.50
SCHMID, E. V.: Ins Innere von Kunststoffen, Kunstharzen und Kautschuken	18.50
MOSER, A.: Der Dampfbetrieb der schweiz. Eisenbahnen 1847—1947	30.—
BODEA, E.: Giorgis rationales MKS-Maßsystem mit Dimensionskohärenz	24.50

Neueste Fortschritte und Verfahren in der chemischen Technologie der Textilfasern

DISERENS, L.: Die neuesten Fortschritte in der Anwendung der Farbstoffe, Band 1	68.—
DISERENS, L.: Die neuesten Fortschritte in der Anwendung der Farbstoffe, Band 2	78.—
DISERENS, L.: Die neuesten Fortschritte in der Anwendung der Farbstoffe, Band 3	72.—
DISERENS, L.: Neue Verfahren in der Technik der chemischen Veredlung der Textilfasern, Band 1	87.50
DISERENS, L.: Neue Verfahren in der Technik der chemischen Veredlung der Textilfasern, Band 2	*

Einzelwerke

SÄNGER, R.: Ballistische Störungstheorie	14.50
LOCHER-ERNST, L.: Differential- und Integralrechnung im Hinblick auf ihre Anwendung	48.—
HURWITZ, A.: Mathematische Werke	
Band 1: Funktionentheorie	44.—
Band 2: Zahlentheorie, Algebra, Geometrie	44.—
SCHLÄFLI, L.: Gesammelte mathematische Abhandlungen	*
THOMMEN, E.: Taschenatlas der Schweizer Flora	12.50
KALMUS, H.: Einfache Experimente an Insekten	*

* In Vorbereitung — * En préparation

Verlangen Sie unsern neuesten Verlagskatalog und Spezialprospekte der einzelnen Werke

Verlag Birkhäuser, Basel

Sämtliche Bücher können durch die Buchhandlungen bezogen werden

Die Flußmäander als Gleichgewichtsform der Erosion

Von W. WUNDT¹, Freiburg i. Br.

Wer kennt sie nicht, die merkwürdigen Flußschlingen, die man nach dem Vorbild eines kleinasiatischen Flößchens *Mäander* genannt hat? In weit ausholenden Serpentinien durchfließt der Mississippi die Ebenen seines Unterlaufes, in zahlreichen Windungen durchzieht die Mosel das Rheinische Schiefergebirge, in ganz kleinen Mäandern schlängeln sich unsere Bäche durch den Wiesengrund. So bekannt diese Erscheinung, so gering ist unsere Kenntnis von ihren *geophysikalischen Ursachen*. Vom Standpunkt der Mechanik aus soll hier ein Beitrag zur Erklärung dieser auffälligen Formen geleistet werden!

Wir bringen die Mäander in Zusammenhang mit dem Begriff der *Erosion*, der Ausnagung des Bodens durch Bäche und Flüsse. Die Erosion sucht das Flußbett teils zu vertiefen (*Tiefenerosion*), teils seitwärts zu verbreitern (*Seitenerosion*). Bei beiden Arten wird das Vorhandensein eines Bachbetts bereits vorausgesetzt. Aber der Regen, der die Flüsse in letzter Linie speist, wirkt ja flächenhaft, hat also das Bestreben, die Erdoberfläche *als Ganzes* abzuspielen. Erst wenn sich die kleinen aus dem Regen stammenden Wasseradern zusammenschließen, bekommen sie die Kraft, auch in die Tiefe zu wirken und Bachbetten zu bilden. Man unterscheidet daher neben der Tiefen- und Seitenerosion, die man als *lineare Erosion* zusammenfaßt, eine vorausgehende *Flächenerosion*². Von wesentlichem Einfluß für das Überwiegen der einen oder anderen Art ist die *Pflanzenbedeckung*, denn sie wirkt als Schutz gegen die flächenhafte Abtragung und verweist die erodierende Kraft auf die nächste Umgebung der Flußbetten. Die Trockenzonen und die Polarzonen, die von Vegetation entblößt sind, geben daher der Flächenerosion viel breiteren Raum als die humiden Erdgürtel, wo sich die Erosion im wesentlichen auf die Erweiterung und Umgestaltung der vorhandenen Wasserrinnen beschränkt³.

Mit der Erosion ist die *Akkumulation* (Aufschüttung) unmittelbar verknüpft. Man könnte annehmen, daß das vom Fluß mitgenommene Material ins Meer hinausbefördert werde und uns daher in diesem Zusammenhang nicht berühre. Das trifft aber nicht zu! Nur ein sehr kleiner Teil des im Gebirge abgeschwemm-

ten Erdreichs erreicht das Meer; die Hauptmasse wird schon in den Talstrecken des Gebirges und in dessen Vorland abgelagert. Man glaubte früher, dem Oberlauf der Flüsse vorwiegende Erosion, dem Mittellauf Gleichgewicht und dem Unterlauf vorwiegende Akkumulation zuschreiben zu dürfen. Aber diese Auffassung muß einer exakteren Betrachtung weichen! Der Rhein z. B. hat gewissermaßen drei Unterläufe (besser Erosionsbasen), den Bodensee, die Oberrheinische Tiefebene und schließlich sein Mündungsgebiet in Holland. Ferner müßten bei einer dauernden Abtragung im Quellgebiet, einer dauernden Aufschüttung im Mündungsgebiet längst eine Ausebnung der Gebirge eingetreten sein. Aber die Geologie zeigt mindestens für den letzten Abschnitt der Erdgeschichte das gerade Gegenteil: die großen Faltengebirge sind im späteren Tertiär erst *entstanden* und die gleichzeitig wirkende Abtragung war offenbar nicht stark genug, um mit der Hebung des Landes Schritt zu halten. Wir erkennen also in der Erosion einen *Wettlauf* der tektonischen Hebung und Faltung mit der gleichzeitigen Abtragung. Nehmen wir z. B. die Oberrheinebene mit den begleitenden Gebirgen Schwarzwald und Vogesen. Während sich der Rheingraben senkte oder wenigstens in gleicher Höhe blieb, wurden die alten Landoberflächen an seinen Rändern emporgehoben und ihre Abdachungen nach außen hin zum schwäbischen bzw. lothringischen Stufenland umgestaltet. Die Erosion wurde dadurch auf beiden Seiten des Schwarzwalds und der Vogesen, besonders aber gegen den Rhein hin, stark belebt; die dem Rhein direkt zufließenden Flüsse bildeten am Rande des Gebirges tiefe Kerbrinnen, während das losgelöste Material in der zwischen liegenden Ebene abgelagert wurde. Aber nicht überall konnte die Erosion mit der Hebung gleichen Schritt halten. So zeigen der Neckar bei Heidelberg, die Dreisam bei Freiburg beim Austritt aus dem Gebirge Stromschnellen, die beweisen, daß die Hebung etwas rascher erfolgte als die Eintiefung¹, auch die Schuttablagerungen in den Schlingen bei Mauer und im Zartener Becken weisen darauf hin, daß die Überschreitung des Gebirgsrandes durch die randliche Hebung behindert wurde².

¹ Universität Freiburg i. Br.

² H. KURON, *Die Gefahren der Bodenerosion und ihre Bekämpfung*. Mitt. d. Reichsverb. d. Deutsch. Wass.wirtsch. Nr. 45 (1938).

³ H. MORTENSEN, *Sechzig Jahre moderne geographische Morphologie*. Jb. Akad. d. Wiss. Göttingen, 1943/44.

¹ G. WAGNER, *Einführung in die Erd- und Landschaftsgeschichte* (1931). (Neue Auflage im Druck).

² J. L. WILSER, *Beziehungen des Flußverlaufes und der Gefällskurve des Neckars usw.* Sitzber. Akad. Heidelberg, 1937.

Erosion und Akkumulation zeigen also ein örtlich und zeitlich rasch wechselndes Bild. Typische Kennzeichen vorwiegender *Ausnagung* sind enge Kerbtäler und Klammern, die mit Steilstrecken der Flüsse verbunden sind; das Hauptfeld für die Tätigkeit der *Aufschüttung* sind die großen Schuttkegel, die sich vom Gebirgsrand in die Ebenen hinaus erstrecken. Auf ihnen breitet sich ein unregelmäßiges Netz von Wasseradern aus, die sog. «verwilderten» Flüsse, zu denen auch der Rhein in seinem Urzustand oberhalb des Bodensees und unterhalb von Basel gehört

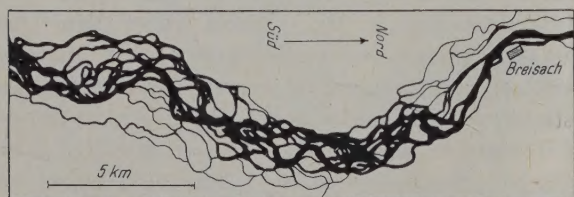


Abb. 1. Verwilderter Fluß (Rhein oberhalb Breisach).

(Abb. 1). — Ein ähnliches Gebiet vorwiegender Aufschüttung finden wir bei der Mündungsphase der Flüsse ins Meer. Hier kommen aber noch eine Reihe anderer Faktoren in Betracht, wie Ebbe und Flut und Niveauänderungen des Meeres, die an der Gestaltung der Flußbetten mitwirken und die Materialverfrachtung sehr unregelmäßig gestalten. Aber die Delta-bildung ist der Bildung der Schuttkegel ganz analog: der Fluß ist nicht in der Lage, seine Schwebstoffe völlig ins Meer hinauszuschaffen und lagert sie im eigenen Bette ab. Die daraus folgende Verstopfung zwingt den Strom — genau wie bei den verwilderten Flüssen — zu periodischen Verlegungen des Laufes (Hoangho!).

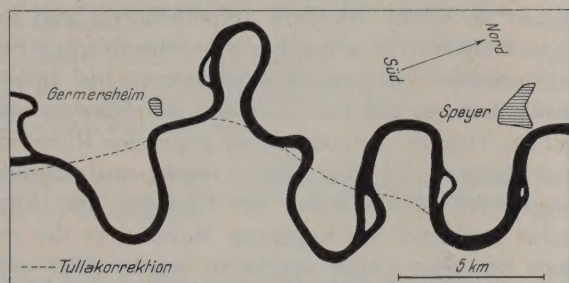


Abb. 2. Ebenenmäander des Rheins unterhalb Straßburg.

Das Hauptbild für die Formung unserer Flußbetten wird also durch den Wettstreit von Erosion und Akkumulation gegeben, wobei oft gewaltsame Umänderungen eintreten. Aber auch bei diesem Kampf gibt es Strecken, in denen eine gewisse Ruhe oder relatives Gleichgewicht herrschen; das sind die Stellen mit *Mäanderbildung*. Nehmen wir als Beispiel den Rhein unterhalb von Basel! Schon in der Strecke bis Breisach zeigt der verwilderte Strom (vor der Tullakorrektion) die deutliche Neigung zu kleinen Mäandern, aber die Selbstverstopfung und häufige Lauf-

verlegung läßt es hier nicht zur Ausbildung richtiger Schlingen kommen (Abb. 1). Erst unterhalb Straßburg, wo eine starke Gefällsminderung eintritt, kommt ein Gleichgewicht zustande, das sich in schönen Schlingen kennzeichnet (Abb. 2). Mäander an großen Flüssen der *Ebene* (sog. Wiesenmäander) sind in Deutschland infolge der Korrekturen jetzt wenig mehr zu sehen, wohl aber in Frankreich, dessen Flüsse künstlichen Einwirkungen weniger unterworfen wurden. — Schön ausgebildete Mäander finden wir auch vielfach im *Gebirgslauf* der Flüsse; Abb. 3 zeigt solche für die Semois, einen Nebenfluß der Maas in den Ardennen. Die eingeschnittenen oder *Gebirgsmäander* werden zunächst als Erbstück aus einer früheren Erdperiode erklärt, als der Fluß schon mit seinen Wiesenmäandern, aber noch kein Gebirge vorhanden war. Die Flüsse, die ein Gebirge quer durchströmen, sind im allgemeinen *antecedente* Flüsse, sind älter als das Gebirge und haben dessen Bildung, die auf allmählicher *Hebung*

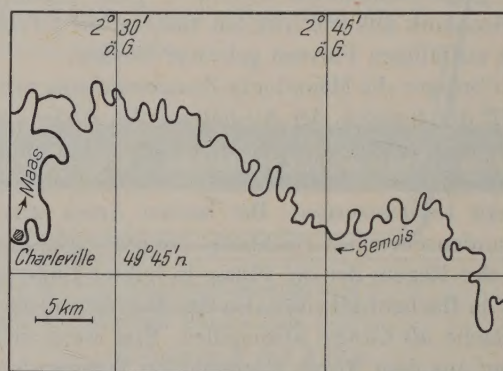


Abb. 3. Gebirgsmäander der Semois (Ardennen).

beruht, miterlebt; dabei haben sie die vorhandenen Mäander übernommen, aber auch Eigenschaften entwickelt, die den Wiesenmäandern fehlen (ausgesprochene Prall- und Gleithänge, Umlaufberge u. ä.)¹ Für die grundsätzliche Auffassung der Mäander als Gleichgewichtsform kommt diese Abwandlung aber erst in zweiter Linie in Betracht. — Von der Auffassung, daß sich ein Fluß durch den Anprall seiner Wassermassen auf ein Gebirge einen «Durchbruch» erzwingen könne, ist man längst abgekommen; ein solcher Vorgang könnte nur eine Aufstauung oder eine Ablenkung des Flusses zur Folge haben. Der Neckar war sicher schon vorhanden, ehe er durch den Odenwald «durchbrach»; die Landschaft stieg vielmehr in Verbindung mit der Bildung des Rheingrabens um den Neckar in die Höhe und er hatte gerade so viel Zeit, sich einzutiefen, daß er sein Bett nicht verlassen mußte. Nicht immer gelang es ihm aber, mit der Hebung gleichen Schritt zu halten, wie die obenerwähnten Stromschnellen bei Heidelberg zeigen¹.

Folgen wir nun die Wechselwirkung des Regens und der von ihm gebildeten Flüsse mit dem Boden vom

¹ G. WAGNER, l.c.

Standpunkt der Mechanik aus!¹ Jede Kraft, die auf einen Körper einzuwirken sucht, ruft eine gleich große, ihr entgegengesetzte Trägheitskraft hervor (*actio→reactio*). Hierbei tritt das *Prinzip des kleinsten Zwangs* in Funktion, das wir bei GRIMSEHL-TOMASCHKE² so formuliert finden: «Jeder Vorgang, der durch eine äußere Einwirkung oder einen anderen primären Vorgang in einem System hervorgerufen wird, ist so gerichtet, daß er die Änderung des Systems durch die äußere Einwirkung oder den Primärvorgang zu verhindern sucht». Wenn also der Regen und die Flüsse die Erdoberfläche zu beeinflussen suchen, entsteht eine Sekundärkraft, die die Flußwirkung abzuschwächen sucht: die Erdoberfläche wehrt sich gewissermaßen gegen die aufgezwungene Änderung, setzt ihr ihre Trägheitskraft entgegen und sucht sie so zu lenken, daß möglichst wenig gewaltsame Eingriffe entstehen. — Eingangs wurde schon zwischen Flächenerosion und linearer Erosion unterschieden. Der Regen entscheidet sich bei entblößtem Boden für die flächenhafte, beim Vorhandensein einer Pflanzendecke für die lineare Erosion. Hier tritt das genannte Prinzip in der Form des *kleinsten Widerstandes* auf. Als «Ziel» der niedergehenden Wassermassen kann man bezeichnen: Erreichung des Meeresniveaus mit möglichst geringer Behinderung, denn sie suchen vor jedem Hindernis auszuweichen; als «Ziel» der Reaktionskräfte erscheint das Bestreben, den Boden möglichst intakt zu erhalten. Gegenseitige Einwirkungen sind zwar unvermeidlich, aber sie suchen sich auf ein *Minimum* einzustellen (daher auch Bezeichnung: *Prinzip der kleinsten Wirkung*). Ist dann das Studium der linearen Erosion erreicht, so handelt es sich für den Fluß um Tiefenerosion oder um Seitenerosion. Natürlich wird die Seitenerosion bevorzugt, denn einmal sind die obersten Schichten (unterhalb der Pflanzendecke) lockerer (es handelt sich meist um eigene Aufschüttungen), ferner kommt bei der Tiefenerosion zu der Lockerungsarbeit noch die Hebearbeit hinzu. *Tiefenerosion* tritt also nur ein, wenn ein *Überschuß* an kinetischer Energie vorhanden ist; bei starkem Gefälle, bei Hochwasser, bei Zusammendrängung auf engem Raum. Sobald sich diese Faktoren abschwächen, so hört die Tiefenerosion auf und es bleibt neben der später zu besprechenden *Wärmeentwicklung* nur die *Seitenerosion* übrig. Dabei ist zu beachten, daß bei jedem Wasserlauf zeitlich differenziert werden muß. Der gleiche Fluß, der bei Hochwasser in die Tiefe erodiert, schleicht sich bei Niederwasser als schmales Rinnsal durch seine eigenen Ablagerungen hindurch, wobei schließlich auch die Seitenerosion zum Erlahmen kommt. Dieses Bild der wechselnden Eintiefung und Aufschüttung zeigt der

Fluß besonders auf den «verwilderten» Strecken: bei Hochwasser reißt er eine tiefe Rinne, nimmt Laufverlegungen vor, lagert aber das mitgenommene Material sehr bald wieder ab (Vermehrungen, Überschwemmungen). Erst wenn sich mit fallendem Wasser die Vorgänge beruhigt haben, kann an Stellen mit geringerem Gefälle ein gewisser Gleichgewichtszustand eintreten: das ist das *Mäanderstadium*.

Man könnte annehmen — und das ist lange Zeit hindurch geschehen — daß die *Gerade* als kürzeste Verbindungslinie zweier Punkte der einfachste Weg wäre, die herabstürzenden Wassermassen in die tiefere Lage zu schaffen. Aber das trifft eben nur für ganz feste Unterlagen bzw. völlig geröllfreie Wasserläufe zu. Am ehesten sind diese Voraussetzungen noch auf hartem Gestein (Basalt) oder bei Eishängen verwirklicht, wo die Wasserrinnen, genügendes Gefälle vorausgesetzt, tatsächlich nur wenig von der Geraden abweichen. Aber das Bild ändert sich sofort, wenn der Fluß erodiert, und er *muß* erodieren, wenn der Boden einigermaßen nachgiebig ist. Bei der geraden Richtung entstehen dann Eintiefungen, aus denen das losgelöste Material vom Fluß selbst herausgeschafft werden muß, und er ist dann genötigt, die Schuttmassen an anderen Stellen des Bettes wieder abzulagern. Daraus entsteht eine unregelmäßige Folge von Kolken und Aufschüttungen im Flußbett; der Fluß sucht letzteren auszuweichen und fängt an, zu mäandrieren, obwohl er ursprünglich die gerade Richtung hatte. Diese Erfahrung ist bei der künstlichen Geradlegung kleiner Wasserläufe mannigfach gemacht worden. Gibt man größeren Flüssen eine gestreckte Richtung, so suchen sie *innerhalb* des korrigierten Bettes neue Mäander anzulegen und die Ausdehnung auf die alten großen Mäander wird nur durch die starken Uferbauten verhindert. Ein anderes Mittel, mit dem sich der Fluß gegen die aufgezwungene Geradlegung wehrt, sind wandernde Sandbänke, die sich abwechselnd rechts und links von der Bettmitte bilden, von hinten her abgebaut und an der Vorderseite regeneriert werden. Für den Rhein in der Gegend von Karlsruhe sind sie von REHBOCK genau beschrieben worden. Das Hin- und Herpendeln des Stromstrichs — ein leichtes Mäandern — erweist sich als die natürliche Gegenwehr des Flusses gegen die Geradlegung. Ist die Bildung von wechselnden Sandbänken kein genügendes Mittel gegen unregelmäßige Eintiefung des Flusses, dann greifen die Strombauverwaltungen zur Pflasterung des Strombettes mit rohen Blöcken, die ein Weitergreifen der Tiefenerosion verhindern. — Man kann hier allgemein die Frage aufwerfen: In welchem Umfang sind *Geradlegung von Flüssen* vom wirtschaftlichen Standpunkt aus *zweckmäßig*? (vgl. MARQUARDT¹). — In dieser Form ist die Frage *unvollständig gestellt*. Es gibt kein Zuviel oder Zuwenig an Mäandern, wenn nicht gleich-

¹ W. WUNDT, *Gefällskurve und Mäanderbildung als Folge des Prinzips des kleinsten Zwangs*. Deutsche Wasserwirtsch. 36, 115 (1941).

² GRIMSEHL *Lehrbuch der Physik*, bearb. von R. TOMASCHKE, I (1938), S. 566.

¹ E. MARQUARDT, *Formgesetzliches über unsere Flüsse. Die Bau-technik* (1933), S. 81.

zeitig die Festigkeit des Bettes in Betracht gezogen wird. Im natürlichen Zustand legt der Fluß seine Mäander so an, daß sich Erosion und Akkumulation ungefähr das Gleichgewicht halten und wenn am Untergrund und der Art der Einfassung nichts geändert wird, ist es zweckmäßig, dem Fluß seine Mäander einfach zu belassen. Wenn man aber die Ufer durch Dämme verstärkt und das Flußbett durch Steinpackungen befestigt, kann man die Mäander wesentlich abkürzen und den restlichen Trieb zum Mäandern befriedigt der Fluß durch die Anlage von Sandbänken. Eine völlige Geradlegung würde der Fluß nur bei einem ausbetonierten Bett, ähnlich wie bei Werkkanälen, hinnehmen. Solche Anlagen würden aber die Hochwassermengen nicht aufnehmen können und viel zu teuer kommen. Man wird daher immer einen gewissen von der Festigkeit der Einbauten abhängigen Mittelweg einschlagen müssen. — Gesichtspunkte anderer Art, wie der beschleunigte Ablauf der Hochwasser, eine eventuelle Schädigung der Grundwasserstände usw. sind bei diesen Überlegungen noch nicht berücksichtigt, von der Wirkung auf das Landschaftsbild und von der Rücksicht auf den Naturschutz ganz zu schweigen.

Die Veränderungen der Mäander lassen sich bis zu einem gewissen Grade auch mathematisch erfassen (Abb. 4a). Wir ersetzen einen Mäanderbogen annähernd durch einen Kreisbogen mit dem Radius r und dem Zentriwinkel 2α . An einem beliebigen Punkt des Kreisbogens wirkt die Zentrifugalkraft mv^2/r , wobei m die Wasserführung und v die Geschwindigkeit bedeuten. Die Arbeit A der Seitenerosion, die auf der ganzen Erstreckung des Kreisbogens geleistet wird, erhält man durch Multiplikation der Zentrifugalkraft mit der Bogenlänge $2r\alpha$. Ferner ist, wenn die Endpunkte des Kreisbogens festgehalten werden, die Geschwindigkeit umgekehrt proportional der Länge des Kreisbogens, also $v = c/2r\alpha$ (c bedeutet eine Konstante). Es wird somit

$$A = \frac{m c^2 2 r \alpha}{r 4 r^2 \alpha^2}$$

$$A = \frac{c^2 m}{2 r^2 \alpha} \quad (1)$$

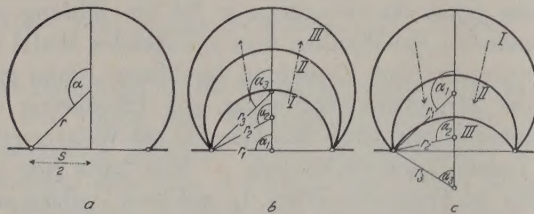


Abb. 4.

Diese Formel enthält zwei unabhängige Veränderliche A und m , von denen A annähernd der allgemeinen Bodenneigung proportional ist und die Wasserführung m , die örtlich und zeitlich wechselt. Diesen

stehen zwei abhängige Veränderliche r und α gegenüber, deren Verhalten wir eben prüfen wollen.

Lassen wir A und damit die Bodenneigung ungeändert, lassen aber die Wassermenge m wachsen, so muß sich das so äußern, daß im Nenner $r^2\alpha$ im gleichen Verhältnis wächst ($r^2\alpha$ ist die Fläche des zum Zentriwinkel 2α gehörigen Sektors). Vergleichen wir verschiedene Flüsse miteinander, so ist der Erfahrung kein Grund zu entnehmen, daß sich α , d. h. die *Form* der Mäander ändert, vielmehr schwankt nur die *Größe*, d. h. das r der Mäander. Es muß also bei unverändertem A (gleicher Bodenneigung) dem *stärkeren Fluß* (größerem m) auch der *größere Mäander* entsprechen. Dies stimmt weithin mit der Erfahrung überein, auch damit, daß jeder Fluß bei Hochwasser die Außenufer in den Windungen annagt. Genauer gesagt muß nach der Formel r^2 mit m , also r mit \sqrt{m} (also langsamer als m) anwachsen. Dabei sind für m die (mittleren) *Hochwassermengen* zu nehmen, da nur diese gestaltend auf das Flußbett einwirken.

Als Beispiel sei angeführt, daß die Radien für die (Ebenen-)Mäander der Pegnitz bei Nürnberg durchschnittlich 0,2 km, für den mittleren Rhein etwa 1,5 km, für den unteren Mississippi rund 4,5 km betragen. Hieraus ergibt sich als ein zu forderndes Verhältnis für $m_1:m_2:m_3 = r_1^2:r_2^2:r_3^2 = 0,04:2,25:20,3$, was mit dem Verhältnis der mittleren Hochwasserführungen 57 m³/s; 3000 m³/s; 30000 m³/s gut übereinstimmt. Genauere Untersuchungen der Mäandergrößen im Zusammenhang mit den Hochwassermengen wären sehr zu wünschen.

Nimmt bei unveränderter Bodenneigung m ab, dann bewegen wir uns beim gleichen Fluß zeitlich in den Niederwasserbereich; auf lange Zeiten hinaus betrachtet aber in Perioden, wo die Wasserführung aus klimatischen Gründen oder durch Verkleinerung des Einzugsgebiets geschmälert ist. Wie RUDZKI¹ im Anschluß an OLDHAM berichtet, suchen manche Flüsse beim Rückgang des Wasserstandes ihre Windungen *abzukürzen*: der Strom fließt bei niedrigem Wasserstand rascher im Seichtwasser des konkaven Ufers als im tiefen Kanal des konvexen Ufers. — Flüsse, die in Tälern mit *chemals* größerer Wasserführung laufen, sind sog. *Kümmersflüsse*, die nachträglich wieder kleinere Windungen anzulegen suchen. So versucht die Maas, die in der Gegend von Toul ihren einstigen Zustrom von der obren Mosel her eingebüßt hat, die zu groß gewordenen alten Windungen da und dort *abzuknicken*. — Maßgebend für die Größe der Mäander ist, wie gesagt, nicht die mittlere, sondern die Hochwasserführung. Ein Beispiel hierfür bietet die Radolfzeller Aach, die bedeutenden unterirdischen Zufluß von der oberen Donau her aufnimmt. Dieser Zustrom erfaßt aber in der Hauptsache nur das Niedrig- und das Mittelwasser der Donau, während der Großteil der

¹ M. P. RUDZKI, *Physik der Erde* (1911), S. 492.

Hochwassermengen im Donaubett selbst abfließt. Infolgedessen ist die mittlere Wasserführung der Aach recht hoch, während die Hochwassermengen relativ klein sind. Diesen Umständen entspricht, nach Rechnung und Erfahrung übereinstimmend, eine sehr bescheidene Größe der Aachmäander.

Lassen wir uns A und damit die allgemeine Abdachung, auf der sich der Fluß bewegt, kleiner werden, dann begeben wir uns in die Verhältnisse, die bei der *Hebung einer Landschaft* rings um den schon vorhandenen Fluß eintreten. Da sich m aus dieser Ursache heraus nicht ändert, muß das Kleinwerden von A durch ein Größerwerden von r und α ausgeglichen werden. Der Effekt ist derselbe wie bei Vergrößerung von m : die *Mäander weiten sich* bei Verringerung des Gefälles aus. Daß die Flußwindungen bei Gebirgsmäandern besonders schön herausmodelliert werden, ist bekannt; es spielt dabei mit, daß Gebirgshebung im allgemeinen ein stetiger und länger dauernder Vorgang ist als die Änderung der Wassermenge und daß die Umgestaltung der Mäander hier viel stärker behindert ist als bei den Wiesenmäandern.

Lassen wir endlich A auf Grund verstärkten Allgemeingefälles *zunehmen*, so begeben wir uns *an den Rand* eines in Hebung befindlichen Gebirges, z. B. an die Westabdachung des Schwarzwaldes. Die Zunahme von A muß auf der rechten Seite der Gleichung durch eine Verkleinerung von r und α kompensiert werden. Damit wird aus dem Mäander *I* in Abb. 4c zunächst der Mäander *II* und dann der Mäander *III*, allerdings mit der Ausnahme, daß von *II* auf *III* α zwar abnimmt, r aber wieder etwas wächst. Das Zusammenziehen der Mäander findet also lange, ehe die gerade Richtung erreicht wird, eine Hemmung, die es zur völligen Streckung gar nicht kommen läßt. Wir werden diese Grenzlage gleich nachher noch von anderer Seite untersuchen! — Zweifellos ist aber, daß Zunahme von A , nach Erfahrung und Rechnung übereinstimmend, eine Auflösung der großen Mäander und in gewissem Grade eine Streckung des Flußlaufes zur Folge hat. Beispiele: Teilweise Streckung des Mittelrheinlaufs zwischen Bingen und Bonn im Zusammenhang mit der Gefällssteigerung¹, Mangel an Mäandern bei den schwedischen Flüssen als Folge der postglazialen Hebung². Man kann auch nach dem Vorgang G. WAGNERS bei den Gebirgsmäandern die *Neigung der Gleithänge* als ein Maß für das Verhältnis der Tiefen- zur Seitenerosion ansehen. Aber wir kommen zu einer einheitlichen Betrachtung der Erosion zurück, wenn wir die *Tiefenerosion* als eine zeitlich summierte *Seitenerosion* auffassen. Auch in den Steiltälern großer Flüsse deutet das Wechseln des Stromstrichs überall das Mäandern an und sogar die Klammern der Gebirgs-

bäche zeigen eine ununterbrochene Folge von Wasserstürzen und seitlichen Kolken. Halten wir in Abb. 4b die Endpunkte der Ausgangsstrecke und die Boden-neigung fest, so ist nach Formel (1) die Arbeit der Zentrifugalkraft beim Geradverlauf gleich 0, weil $r = \infty$ ist. Bei der Ausbildung von Windungen nimmt r zunächst ab, wodurch diese Arbeit, d. h. die Seitenerosion, immer stärker in Erscheinung tritt. Aber von einer bestimmten Stelle ab muß A wieder abnehmen, da ja r von neuem und schließlich ins Unendliche wächst, also A wieder gleich 0 wird.

Das zwischen den beiden Nullwerten liegende *Maximum*, die Stelle, wo die Seitenerosion ihren Höchstwert erreicht, wollen wir bestimmen! Ist die Entfernung der Endpunkte s , so folgt aus der Abbildung $\sin(180^\circ - \alpha) = \frac{s/2}{r}$; $r = \frac{s}{2 \sin \alpha}$. Die Geschwindigkeit des Wassers auf der gekrümmten Strecke ist wie bei der früheren Betrachtung $v = \frac{c}{2r\alpha}$. Setzen wir diese Werte in die Formel (1) $A = \frac{c^2 m}{2r^2 \alpha}$ ein, so erhalten wir

$$A = \frac{2c^2 m}{s^2} \cdot \frac{\sin^2 \alpha}{\alpha} \quad (2)$$

Soll A einen Extremwert annehmen, so muß $\frac{dA}{d\alpha} = 0$ werden. Wir erhalten, da c , m und s als konstant anzusehen sind:

$$\frac{2 \alpha \sin \alpha \cos \alpha - \sin^2 \alpha}{\alpha^2} = 0$$

$$\frac{\sin \alpha}{\alpha^2} (2 \alpha \cos \alpha - \sin \alpha) = 0$$

Die Nullsetzung des ersten Faktors $\frac{\sin \alpha}{\alpha^2}$ ergibt $\alpha = 0^\circ$ bzw. $\alpha = 180^\circ$, was den *Kleinstwerten* der Seitenerosion entspricht (für $r = \infty$ wird sie gleich Null). — Die Nullsetzung des zweiten Faktors ergibt

$$2 \alpha \cos \alpha - \sin \alpha = 0$$

$$2 \alpha - \operatorname{tg} \alpha = 0$$

Diese transzendente Gleichung wird annähernd durch den Wert

$$\alpha = 67^\circ$$

befriedigt. Bei $\alpha = 67^\circ$ erreicht die Arbeit der Seitenerosion ihren *Höchstwert* und die Tiefenerosion ihren

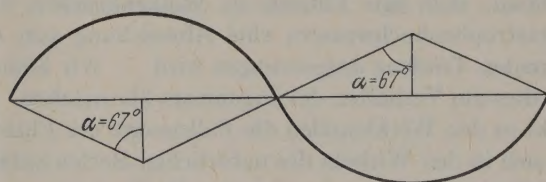


Abb. 5.

Kleinstwert, da sich ja die Gesamterosion als Ausfluß der Fallenergie aus diesen beiden Bestandteilen zusammensetzt. Solange es sich also um einen Wettstreit der beiden Arten von Erosion handelt, muß der Mäander dieser flachen Form zustreben (Abb. 5). Ein solcher Wettstreit findet beim verwilderten Fluß statt (Abb. 1). In der Tat finden wir hier ein *Ausweichen*

¹ D. GURLITT, *Das Mittelrheintal*. Forsch. z. Deutsch. Landeskunde Bd. 46 (1949).

² F. HJULSTRÖM, *Studien über das Mäanderproblem*. Geogr. Ann. (Stockholm 1942).

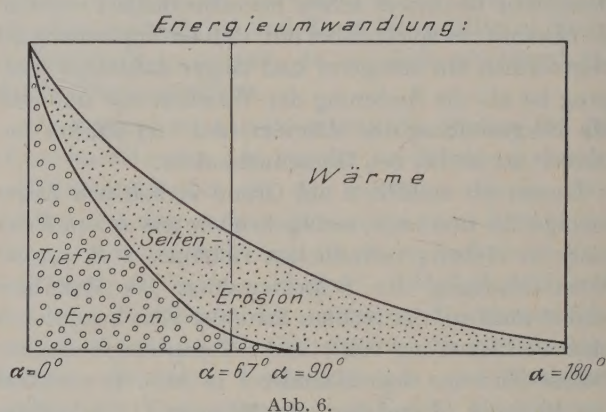
von der geraden Linie gegen den Typ $\alpha = 67^\circ$ des Mäanders; er zeigt das Bestreben des Flusses an, möglichst wenig in die Tiefe zu erodieren.

Warum findet aber beim ausgebildeten Mäander eine viel stärkere Annäherung an den Vollkreis statt? Die Erklärung finden wir darin, daß neben der Tiefen- und Seitenerosion ein dritter Partner in der Energieform auftritt, das ist die *Wärmeentwicklung*. Nur ein verschwindend kleiner Teil der Fallenergie des Wassers wird in mechanische Arbeit umgewandelt. Nimmt man die mittlere Regenhöhe der Landflächen zu 67 cm pro Jahr, die Durchschnittshöhe, aus der der Niederschlag stammt, zu 2000 m, die Landflächen zu 149 Millionen km^2 , so wäre die hieraus zur Verfügung stehende Energie

$$149 \cdot 10^{14} \cdot 6,7 \cdot 2000 \text{ mkg} = 0,02 \cdot 10^{22} \text{ mkg} = 0,046 \cdot 10^{22} \text{ gcal}$$

wobei aus 427 mkg je 1000 gcal hervorgehen. Die kinetische Energie der Flüsse dagegen beträgt aber bei einer mittleren Abflußhöhe von 25 cm pro Jahr und 800 m durchschnittlicher Landerhebung nur etwa $0,007 \cdot 10^{22}$ gcal und ein noch viel kleinerer Teil wäre als Wasserkraft ausnützbar. Tatsächlich erreichen die großen Ströme der Erde mit ganz sanfter Strömung das Meer, so daß an den Mündungen so gut wie alle Energie «vernichtet», d. h. in Wärme übergeführt ist. Diese Umwandlung der Fallenergie in Wärme findet bei der Reibung am Untergrunde und in den eigenen Wirbeln des Flusses statt; das Bestreben, die höheren Energieformen (Strahlung, mechanische Energie) in niedrigere (Wärme) umzuwandeln, ist durchlaufend und ein Ausfluß des zweiten Hauptsatzes der mechanischen Wärmetheorie, der besagt, daß die Entropie einem Maximum zustrebt. — Man trifft vielfach die Meinung, in der Natur herrsche das Ziel, durch stürzende Wassermassen und gewaltsame Eingriffe möglichst viel zu vernichten. Gerade das Gegenteil ist richtig! Die Flüsse haben vielmehr die Tendenz, den Hindernissen auszuweichen, um sie herumzuffließen und den Untergrund möglichst wenig anzugreifen. Wenn trotzdem Exzesse vorkommen, so ist das so zu erklären, daß den Flüssen in Wolkenbrüchen und Katastrophenhochwassern eine Abweichung von der normalen Tendenz aufgezwungen wird. — Wir können uns dies am Verhalten des Ingenieurs klarmachen. Er sucht in den Werkkanälen die Fallenergie des Flusses, die sich in den Wirbeln des natürlichen Bettes nutzlos verzehrt, bis zu einer bestimmten Stelle aufzusparen, wo sie durch die Turbinen mechanische Arbeit verrichten kann, eine Arbeit, die sonst der «Vernichtung» anheimfallen würde. Der Ingenieur ist also hier bestrebt, den sanften Weg der Natur durch gewaltsame, aber gelenkte Vorgänge zu ersetzen und dadurch auszunützen. Dies ist der häufigste Eingriff in die Natur. Allerdings kann auch der entgegengesetzte Fall eintreten. Wenn in Wildbäche Einbauten gemacht, bei

Wasserabstürzen Tosbecken angelegt werden, so versucht man die erodierende Kraft des Wassers zu hemmen und die Fallenergie in Wärme aufzulösen. Geht so das Bestreben des Ingenieurs bald in dieser, bald in jener Richtung, so ist doch unverkennbar, daß die Flüsse von sich aus die gewaltsamen Wege nur einschlagen, wenn sie ihnen durch die Sonnenenergie mit lokaler Konzentrierung von Niederschlagsmassen aufgezwungen werden. Auf Grund dieser allgemeinen Überlegungen läßt sich nun erklären, warum die Mäander die kleinen Zentriwinkel unter 67° meiden, nicht aber die großen, die diesen Wert übersteigen. Wenn wir die Umwandlung der Fallenergie in Tiefenerosion, Seitenerosion und Wärme bei den verschiedenen Zentriwinkeln von 0 bis 180° graphisch darstellen, so dürfte sich ein Verhalten nach Abb. 6 er-



geben. Bei $\alpha = 0^\circ$ entfällt der Großteil der Umwandlung auf Tiefenerosion; aber diese wird mit wachsendem α rasch abnehmen, nach dem Beispiel anderer Naturvorgänge in Form einer fallenden Exponentialkurve. Die Seitenerosion, die an ihre Stelle tritt, klingt ebenfalls nach einer Exponentialkurve ab. Aber letztere fällt viel langsamer; dies wird u. a. dadurch belegt, daß Geröllentwicklung sich nur in den Steilstrecken der Flüsse findet, während sich Schwebstoffe auch in den Flachstrecken und den Windungen halten. Infolgedessen muß das Band für die Seitenerosion an einer bestimmten Stelle, die wir mit dem Zentriwinkel 67° identifizieren, eine größte Breite erreichen. Bei weiter wachsendem α nimmt also nicht die Tiefenerosion wieder zu, wie es nach der ursprünglichen Formel (1) bzw. (2) geschlossen werden könnte, sondern der Anteil der Wärme, während die Tiefenerosion zur Bedeutungslosigkeit herabsinkt. Da die Natur grundsätzlich den niederen Formen der Energie zustrebt (von der mechanischen Arbeit zur Wärmeentwicklung übergeht), so ist der Ausdehnung der Mäander über 67° hinaus keine Grenze gesetzt. Das für diesen Winkel berechnete Maximum an Seitenerosion wirkt also nur dann als *Hindernis gegen weitere Streckung* der Mäander, wenn man von den großen α herkommt, als Hindernis, das erst bei starker Gefällsteigerung und

damit Ermöglichung von Tiefenerosion überwunden wird.

An dieser Stelle möge eine grundsätzliche Bemerkung Platz finden! Der Fluß und die Erdoberfläche sind hier wiederholt so eingeführt, als ob sie *handelnd* wären: der Fluß ist bestrebt, etwas zu tun, die Erdoberfläche wehrt sich dagegen usw. Dies ist nur als sprachliche Ausdrucksweise zu verstehen. Es gibt *Primärvorgänge* in der Natur (hier die fallenden Wassermassen), die dann *Sekundärvorgänge* (die Reaktion der Erdoberfläche) hervorrufen; rein äußerlich sind die beiden Vorgänge durch Zeitintervalle voneinander geschieden. Aber man kann dieses Nacheinander am besten als *Zielstrebigkeit beschreiben*. Mit mystischen oder metaphysischen Kräften hat dies nichts zu tun; MACH¹ ist auf diese Seite des Problems ausführlich eingegangen. Der Fluß, der sich zur Seitenerosion statt zur Tiefenerosion «entschließt» und die Erde, die sich gegen seine Eingriffe «verteidigt», sind also nichts anderes als ein *sprachliches Bild*, das uns dem Verständnis für diese Vorgänge näherbringen soll.

Als roter Faden zieht sich durch unsere Betrachtungen das *Prinzip des kleinsten Zwanges*: die stürzenden Wassermassen suchen an der Erdoberfläche gewisse Veränderungen hervorzubringen und diese will sich gegen die aufgezwungenen Änderungen wehren. Dies kommt auch in einer Reihe von *Einzelerscheinungen* zum Ausdruck. Bekannt ist die *dachziegelartige* Lagerung der Geschiebe in den Flußbetten — wenn man sich *andere* Lagen vorstellt, erkennt man, daß der Untergrund auf jene Weise dem strömenden Wasser eine möglichst geringe Angriffsfläche bildet. Bekannt ist weiter, daß die *Gerölle* im Oberlauf der Flüsse sehr grob sind und dann allmählich kleiner werden; sie werden aber auch auf Zwischenstrecken, die stärkeres Gefälle haben, wieder gröber (vgl. MORTENSEN² und WAGNER³). Die Gerölle sind also die Schutzvorrichtung des Grundes gegenüber dem angreifenden Wasser, die sich in ihrer Stärke nach dem

Gefälle und der primären Kraft des Flusses richtet. Ihre Größe stellt sich so ein, daß sie nur bei Hochwasser fortbewegt werden können. Wir erkennen die Bedeutung des Wortes von EXNER¹: «Die Erosion hat die Tendenz, sich selbst zu vernichten!» — Auch in den Mäandern, die ja in der Hauptsache ein Gleichgewicht zwischen Erosion und Akkumulation darstellen, finden noch Ausgleichbewegungen zwischen den verschiedenen Teilen statt. Beim Übergang vom rechts- zum linksgerichteten Bogen entsteht zwangsläufig eine geradlinige Strecke, die anderen Erosionsbedingungen gehorcht als die Windungen selbst. Die Erfahrung lehrt, daß bei Hochwasser an der Außenseite der Windungen erodiert, an der Innenseite aufgeschüttet wird, außerdem erhöht sich aber das Bett etwas in den Geradstrecken. Nach dem, was wir über die Vorgänge in geradlinigen Strecken *im allgemeinen* hörten, scheint dies paradox! Aber die Mäander sind eben als *Ganzes* aufzufassen und da die Seitenerosion in den Windungen bei weitem vorherrscht, andererseits das Gesamtgefälle nicht gesteigert werden kann, bleibt einem Teil des Gerölls nichts anderes übrig, als sich in einer schief liegenden Schwelle in die Geradstrecken einzulagern. Bei Niedrigwasser wird diese Schwelle wieder etwas abgetragen und das Material in die Kolke zurückbefördert (PARDE²).

Summary

In addition to the descriptive morphology of meanders, explanations of these forms in terms of mechanics can be given. The principle of least compulsion proves itself to be an important aid in this regard. Alterations are forced upon the surface of the earth by the downpouring masses of water, but the reactive forces tend to reduce them to a minimum. This is accomplished through the replacement of depth erosion, which occurs under conditions of heavy fall, by lateral erosion. The river therefore tends to deviate from a straight line and to form windings. In this connection the part played by the accumulation of deposits and by the development of warmth as accessory phenomena of erosion is discussed.

¹ E. MACH, *Die Mechanik in ihrer Entwicklung* (9. Aufl., 1933).

² H. MORTENSEN, l. c.

³ G. WAGNER, l. c.

¹ F. M. EXNER, *Über die Wechselwirkung zwischen Wasser und Geschiebe in Flüssen*. Sitz.ber. Akad. d. Wiss. Wien 134, 182 (1925),

² M. PARDE, *Fleuves et Rivières*, 2^e éd. (Paris 1947), S. 214.

The Present State of the Problem of the «Keimbahn» in the Vertebrates

By P. D. NIEUWKOOP¹, Utrecht

Introduction

In the last quarter of the 19th century WEISMANN² published his "Keimbahn" theory, a hypothesis, chiefly based on theoretical considerations. This theory, which appeared after DARWIN's theory of descent, opened a new field of research and gave rise to a large number of important investigations. So far the existence of a "Keimbahn" has not completely been proved in any group of the Vertebrates; on the contrary, very various opinions exist concerning its validity. I will try to give a short survey of the present state of the various aspects of this problem in order to stimulate further research in this important field of investigation.

The content of the "Keimbahn" theory of WEISMANN can be given in a few sentences. This general theory of heredity was based on the idea of the continuity of an immortal "Keimplasma" through successive generations. In every ontogeny a part of this plasm, localized in the nucleus, is reserved for the next generation. Originally mingled with the somatic plasm—the latter will form the mortal body of the animal—the "Keimplasma" is gradually segregated during embryonic development by successive cell-divisions, after which the germinal character of the cells containing it becomes more and more expressed. In other words, the germ cells are the carriers of the "Keimplasma".

From investigations on heredity we now know that every cell of an individual has the same genetic properties, the bearers of which are localized for the most part in the nucleus. For this reason WEISMANN's theory cannot be upheld in its original form. The distinction between germ cell and somatic cell must, therefore, be localized in the cytoplasm of the cell. In other words, an immortal "Keimplasma" can only be of cytoplasmatic character.

A modified theory was therefore proposed by NUSSBAUM³ and others to the effect that there is a continuity of the germ cells themselves during the whole life of the animal. A second idea has, however, been added to this modification of WEISMANN's theory, viz. the necessity of an *early* segregation of the germ cells from the somatic part of the individual.

This conception, however, certainly did not emanate from WEISMANN himself.

Further comparative-anatomical points of view concerning the origin of the germ cells in the various groups of the Vertebrates have confused the original general theory of WEISMANN.

In consequence of the fact that the young germ cells have almost the same appearance as the entodermal blastomeres yet another opinion has been introduced: that only an entodermal origin of the primordial germ cells would represent an origin from really omnipotent embryonic cells, whereas a mesodermal origin would mean that these cells have been derived from differentiated somatic cells, which have already lost their embryonic character.

All these views have confused the original problem. Unfortunately, the large number of descriptive investigations made on this problem have not been able to abolish the general confusion, as the methods used have been inadequate for absolute proof of any definite theory. The descriptive methods by which the germ cells are traced back to ever earlier stages of development meet the great difficulty that the differences between the various types of cells also decrease more and more when following the development in reversed direction.

In order to avoid further confusion I will define the modern content of a "Keimbahn" hypothesis as sharply as possible. In every ontogenesis a special cytoplasmic differentiation is already present in the unfertilized egg and probably also in the sperm. During cleavage this special cytoplasm is localized in special blastomeres, which will form the future germ cells of the adult animal. We can, therefore, speak of a continuity of a special "germinal cytoplasm" through successive generations.

In the last two decades a beginning has been made in attacking the problem with experimental methods, which, in my opinion, have really brought the problem nearer to its solution. Only crucial experiments can *prove* a certain theory by excluding other possibilities. This last remark must, however, not be misunderstood: Not an experimental analysis alone, but a combination of experimental and descriptive methods may give us the solution of a biological problem.

Considering the work done on this problem in the various groups of the Vertebrates, it is evident that the most important progress has been made in the Amphibians. The birds come second, whereas our know-

¹ Zoological Laboratory, State University, Utrecht, Holland.

² A. WEISMANN, *Die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung* (Jena 1885, in-8, 122 p.); *Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung* (Jena 1892, in-8, XVIII, 626 p.).

³ M. NUSSBAUM, *Arch. mikr. Anat.* Bonn 18, 1 (1880).

ledge of this problem in fishes, reptiles and especially in mammals is still very limited. Therefore, it seems to me that it is best to begin with the present position of the problem in the Amphibians. We must, however, also distinguish between Urodeles and Anura, as will be shown in the following pages. Afterwards we can extend our discussion also to the other groups of Vertebrates.

Critical analysis of the investigations made to elucidate the origin of the germ cells in Vertebrates.

It seems to me highly impracticable to discuss the large number of investigations chronologically. It is, moreover, completely impossible to mention all of them. I will therefore give only the most important facts.

The first general problem I will discuss is *the place and time of origin of the primary primordial germ cells¹ in embryonic development.*

The large number of descriptive investigations cannot solve this question. Various opinions still differ very much. An early entodermal as well as an early mesodermal origin of the germ cells have been defended by several authors, and, moreover, the view that there is a pure transformation of differentiated somatic cells into germ cells (WALDEYER²) has found many adherents. Except for the thorough histological investigation of BOUNOURE³, all authors failed to trace the primordial germ cells back to stages earlier than that of the young tail-bud, so that the question of the real origin of the germ cells could not possibly be solved. Here I will only mention the names of ALLEN⁴ and WITSCHI⁵ on *Rana*, KING⁶ on *Bufo* and ABRAMOWICZ⁷ and HUMPHREY⁸ on *Triturus* and *Amblystoma* respectively.

In my opinion, the histological investigations of BOUNOURE may be of great importance for the final solution of the problem. He was able to follow the displacements and fate of a special "cytoplasme germinal" during the whole development from the fertilized egg up to the adult animal. In *Rana* it is situated at the vegetative pole in the fertilized egg, and is displaced during the first cleavages to the centre of the blastocoel bottom and afterwards during gastrulation and neurulation to the ventro-caudal entoderm. According to BOUNOURE, the separation between somatic and germinal plasmas takes place

gradually before the early blastula stage. An internal displacement of this "cytoplasme germinal" from the periphery to the centre of the cell occurs shortly before the initial gastrulation. Afterwards the primordial germ cells characterized by this plasmatic differentiation, migrate through the dorsal entoderm to the definitive germ ridges.

An experimental proof of this conception remains, however, to be given. In my opinion, the few experiments done on the Anura are not convincing. BOUNOURE's irradiation experiments of the upper and lower poles of the uncleft egg of *Rana*—the lower pole showed a much higher sensitivity to X-rays than the upper pole, while below a certain dose only irradiation of the lower pole gave rise to a strongly decreased number of germ cells—may, for instance, also be explained by assuming a different absorption (dispersion) of the X-rays by the high quantity of pigment present in the upper half of the egg. Also the possibility of a secondary degeneration of the germ cells by unfavourable internal conditions caused by the irradiation may give us an explanation of the phenomenon observed. Finally, an effect on an inductive centre, whereby the determination of the germ cells is interfered with, may be supposed to occur.

Unpublished experiments of my own on *Xenopus laevis*—a large quantity of entodermal blastomeres was removed from the bottom of the blastocoel at the early gastrula stage without influencing the number of primordial germ cells—caution me against the assumption of a general entodermal origin of the p. p. germ cells in the Anura, although the possibility exists that the situation in this species, which is a typical in other respects, may really be different from that in other Anura.

In my opinion also, the experiments of MONROY¹ on *Discoglossus neurulæ*—in contradistinction to the effect of extirpation of the dorsal entoderm, the removal of the ventral entoderm from caudal halves of embryos caused complete sterility—do not give an absolute proof of an entodermal origin of the germ cells in the Anura, as the assumption of a removal of an inductive centre can also explain the facts he obtained.

In the Urodeles the situation of our knowledge is nearly the converse of that in the Anura. Here there is only a small number of not very extensive histological investigations, whereas the experimental analysis has made more important progress.

Summarizing the results of the histological investigations we can say that a purely entodermal (BOUNOURE²) as well as a purely mesodermal origin of the p. p. germ cells (HUMPHREY³) have been defended for this group.

¹ Cf. P. D. NIEUWKOOP, Arch. Néerl. Zool., Leiden 8, 58 Terminology (1947).

² W. WALDEYER, *Eierstock und Ei*. Ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Sexualorgane (Leipzig 1870, in-8, VIII, 174 p.).

³ L. BOUNOURE, Ann. Sci. nat. Paris, 10e sér. 8, 201 (1925); *L'origine des cellules reproductrices et le problème de la lignée germinale*, Collection des actualités biologiques, (Gauthiers-Villars, Paris 1939).

⁴ B. M. ALLEN, Anat. Anz. Jena 31, 339 (1907).

⁵ E. WITSCHI, Arch. mikr. Anat. Bonn 88, Abt. II, 9 (1914).

⁶ H. D. KING, J. Morph., Philadelphia 19, 369 (1908).

⁷ H. ABRAMOWICZ, Morph. Jb., Leipzig 47, 593 (1913).

⁸ R. R. HUMPHREY, J. Morph., Philadelphia 41, 1 (1925).

¹ A. MONROY, Arch. ital. Anat. Embriol., Firenze 41, 368 (1939).

² L. BOUNOURE, Ann. Sci. nat. Paris, 10e sér. 8, 201 (1925).

³ R. R. HUMPHREY, J. Morph., Philadelphia 41, 1 (1925).

From experiments HUMPHREY¹ found that in *Amblystoma* the germ cells are localized in the lateral mesoderm from the early tail-bud stage. The experiment of SEMBRAT²—removal of a large group of blastomeres from the bottom of the blastocoel in *Tr. alpestris* and *Amblystoma mexicanum* caused a considerable decrease in the number of germ cells—has been repeated by the author with a completely contrary result³.

Two further experimental series prove that the germ cells have quite another origin in the Urodeles, namely from the lateral mesoderm. The heteroplastic transplantation of the whole entoderm between early neurulae of *Tr. alpestris*, *Tr. cristatus* and *Amblystoma mexicanum* showed that all the germ cells present had originated from the ecto-mesodermal germ-layers⁴. The converse experiment, in which the ventro-lateral mesoderm (presumptive lateral plate and nephrogenic cord cell-material) was grafted heteroplastically between *Tr. alpestris* and *cristatus* at the yolk-plug stage, demonstrated that the germ cells had been quantitatively furnished by the lateral mesoderm and, moreover, that they could differentiate from lateral plate tissue alone⁵. This series finally showed that the presumptive germ cells had probably been regularly scattered among the whole presumptive lateral plate mesoderm^{6,7}. New experiments are, however, needed to solve the last question definitively.

Summarizing we see from all these experiments that the primordial germ cells have a mesodermal origin in the Urodeles, whereas they derive probably from the central entoderm in the Anura.

Are the presumptive germ cells specific elements, or can they be formed from ordinary lateral plate cells?

In the Anura the presumptive primordial germ cells are characterized by the presence of a special "cytoplasme germinal" which fact pleads in favour of the first opinion.

The following arguments support the same opinion in the Urodeles. Here a removal of the presumptive lateral plate mesoderm at the early neurula stage caused absolute sterility, notwithstanding that the deficiency in the lateral mesoderm regulated for the greater part from adjacent dorsal mesoderm. Under the experimental conditions no formation of germ cells took place from this regulated lateral plate tissue⁸. A

graft of presumptive cranial lateral plate mesoderm (outside the germinal region) of *Tr. cristatus* in the place of more caudal lateral plate mesoderm of *Tr. alpestris* formed no germ cells¹. Finally, the number of germ cells in normal and also in experimental animals never surpasses a certain limit—removal or implantation of the notochord², the pronephros and Wolffian duct, the yolk entoderm, etc., did not influence the number of germ cells³.

The above-mentioned arguments allow, however, only a preliminary answer to this important question, namely that the p. p. germ cells *probably* represent specific elements. An infallible proof still needs many more crucial experiments.

A specificity of the germ cells has still another consequence. Many authors defend a formation of germ cells from somatic cells (secondary primordial germ cells⁴), during various phases of development. This opinion is not compatible, however, with a specific character of the germ cells.

The exclusively histological arguments of the above-mentioned authors were criticized in 1914 by WITSCHI⁵, who rejected all of them.

My own experiments point in the same direction. The absolute sterility of the larvæ (up to stage 42/43, GLAESNER⁶) after removal of the presumptive lateral plate mesoderm at the early neurula stage⁷ argue against a secondary formation of germ cells from somatic (genital ridge) cells. The possible necessity of a preceding stimulus from the primary primordial germ cells can also be rejected, as in some animals of the series, in which a heteroplastic transplantation of the ventro-lateral mesoderm had been performed, a part of a genital ridge consisting of cell material of the "donor species", contained only germ cells of the "host species"⁸.

These experiments prove that a secondary formation of germ cells (from somatic cells) does not take place during early development, anyhow not before stage 42/43 (GLAESNER).

The experiments on castration—made in adult animals by MORGAN and MACNAB⁹ and by ADAMS and KIRKWOOD¹⁰—which caused sterility after complete

¹ R. R. HUMPHREY, J. Exp. Zool., Philadelphia 49, 363 (1927); Anat. Rec. Philadelphia 35, 40 (Abstract) (1927); Anat. Rec. Philadelphia 40, 67 (1928); Anat. Rec., Philadelphia 42, 301 (Abstr.) (1929).

² K. SEMBRAT, C. R. Soc. Biol., Paris 115, 639 (1934).

³ P. D. NIEUWKOOP, Arch. Néerl. Zool., Leiden 8, 70 (1947).

⁴ Id., ib. 8, 122 (1947).

⁵ Id., ib. 8, 129 (1947).

⁶ One qualification must be made. The germ cells originated only from a cranio-caudally restricted region of the lateral plate mesoderm, called by me the germinal region⁹.

⁷ P. D. NIEUWKOOP, Arch. Néerl. Zool., Leiden 8, 144 (1947).

⁸ Id., ib. 8, 102 (1947).

⁹ Id., ib. 8, 58 (1947).

¹ P. D. NIEUWKOOP, Arch. Néerl. Zool., Leiden 8, 144 (1947).

² The implantation of a supernumerary notochord prevented the differentiation of a part of the germ cells in some cases.

³ P. D. NIEUWKOOP, Arch. Néerl. Zool., Leiden 8, 70, 153, 160 (1947).

⁴ Cf. id., ib. 8, 58, Terminology (1947).

⁵ E. WITSCHI, Arch. mikr. Anat. Bonn 85, Abt. II, 9 (1914).

⁶ L. GLAESNER, Keibels Normen- und Tafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, Heft 14. Normen- und Tafeln zur Entwicklungsgeschichte des gemeinen Wassermolchs (*Molge vulgaris*) (Jena 1925).

⁷ P. D. NIEUWKOOP, Arch. Néerl. Zool., Leiden 8, 102 (1947).

⁸ Id., ib. 8, 144 and 146 (1947).

⁹ A. H. MORGAN and A. MACNAB, Anat. Rec., Philadelphia 34, 128 (Abstract) (1926).

¹⁰ A. E. ADAMS and E. S. KIRKWOOD, Anat. Rec. Philadelphia 41, 35 (Abstract) (1928–9).

removal of the gonads, indicate that a formation of germ cells from other elements than the primordial germ cells probably also does not exist in adult animals.

The missing links in the argument demand, however, further investigations in order to exclude the possibility which still exists of a formation of secondary germ cells at intermediate stages of development.

The next problem, also connected with the specificity of the germ cells, is *whether there is a complete self-differentiation or a dependent development of the presumptive germ cells*.

From two experimental series it has become evident that the presumptive germ cells present in the lateral mesoderm of the young Urodele gastrula need a more or less specific stimulus from the dorso-caudal entoderm for their final differentiation. Removal of a part of this entoderm caused a considerable decrease in the number of germ cells¹ and, moreover, their degree of cytological differentiation was lowered². The removal of the complete entoderm at the early neurula stage provides the strongest argument for this opinion. In the entoderm-free larvæ germ cells have differentiated from the presumptive lateral plate mesoderm only in the *cranial* part of the germinal region. Only this part of the mesoderm has come into contact with the dorso-caudal entoderm. The *caudal* lateral plate mesoderm, which invaginated after the removal of the entoderm (by the "post-gastrulation movements") showed no differentiation of germ cells³.

A rather high specificity of this action of the dorso-caudal entoderm may be inferred from the fact that it cannot be replaced by other inductive stimuli, which normally occur in the same zone of the trunk, e. g. the inductive influence on the differentiation of the dorsal, lateral and ventral mesoderm, emanating from the notochord⁴, and the influence of the Wolffian duct on the differentiation of the mesonephros rudiments⁵. Finally, a reversed implantation of the whole ectomesoderm into the ventral side of a second neurula, by which in respect to the grafted embryonic rudiment cranial entoderm took the place of the caudal entoderm, also prevented the differentiation of germ cells in the graft⁶. Further experiments are needed, however, to support this argument.

All these experiments point to the necessity of a rather specific influence of the dorso-caudal entoderm

on the final differentiation of the germ cells in the Urodeles.

A final question I will discuss here is *the character of the presumptive germ cells before this action of the dorso-caudal entoderm*.

The results of heteroplastic transplantation of the ventro-lateral mesoderm at the early yolk-plug stage indicate that the presumptive germ cells already have a more or less specific character *before* the action of the dorso-caudal entoderm, which action does not take place earlier than the neurula stage. From the experiments in which the whole entoderm was removed at the early neurula stage it is, moreover, evident that a very short contact between the presumptive germ cells and the dorso-caudal entoderm suffices to ensure their final differentiation¹. From these data we may conclude that the character of the presumptive primordial germ cells probably represents a kind of "predetermination".

One is very tempted to combine together the results obtained in the two groups of the Amphibians. I must, however, seriously warn against attaching too much weight to conclusions formed in this way, as we have already seen how important the differences may be between Urodeles and Anura. The reason I nevertheless attempt to combine the results is evident, when one realizes the important perspectives for further investigation which are opened by the co-ordination of these facts.

The mesodermal origin of the germ cells in the Urodeles and their probable entodermal origin in the Anura indicate that *place of origin* is not of primary importance, and may vary greatly even in related groups of Vertebrates. From the beginning the germ cells, which are already recognizable, or the presence of which is already experimentally demonstrable at early stages of development, probably represent more or less specific elements. This opinion was defended by HUMPHREY as early as 1925, who supposed that "the p. p. germ cells are specific elements, which do not belong to one of the germ layers".

The experimental analysis in the Urodeles has given some arguments in favour of a predetermined state of the presumptive germ cells before the action of the dorso-caudal entoderm. Their special cytoplasmic differentiation, found in the Anura, suggests that this predetermination may be based on the presence of a special "cytoplasmic germinal" in these cells, which would mean a special chemo-differentiation of their cytoplasm. The segregation of the "cytoplasmic germinal" of the uncleaved egg into particular cells during cleavage would give these cells a special "competence", which enables them to react to specific inductive stimuli by a final differentiation into real germ cells. Further, the topographical

¹ As the heteroplastic transplantation experiments prove, the germ cells originate quantitatively from the presumptive lateral plate mesoderm. A possible explanation by assuming a partial origin of the germ cells from the entoderm cannot, therefore, be upheld.

² P. D. NIEUWKOOP, Arch. Néerl. Zool., Leiden 8, 80 (1947).

³ Id., ib. 8, 114 (1947).

⁴ The notochord can even suppress the differentiation of the germ cells after a normal stimulation from the dorso-caudal entoderm.

⁵ P. D. NIEUWKOOP, Arch. Néerl. Zool., Leiden 8, 153 (1947); Exper. 4, 391 (1948).

⁶ Id., ib. 8, 186 (1947).

¹ P. D. NIEUWKOOP, Arch. Néerl. Zool., Leiden 8, 118, 150 (1947).

displacement of this "cytoplasme germinal" within the presumptive germ cell, described by BOUNOURE, in the Anura, cf. p. 309, may represent the first visible effect of the inductive action of the dorso-caudal entoderm on the presumptive germ cells, found in the Urodeles. However, the two phenomena do not completely coincide in time in the two groups, so that this suggestion certainly needs further investigation.

*

The investigations on the other groups of the Vertebrates throw little new light upon the problem of origin and character of the germ cells. The results of purely histological investigations in fishes, reptiles, and mammals so strongly contradict one another that the sole suggestion in common which may be given, is the relatively early segregation of the p. p. germ cells from the other cells of the body in several fishes, reptiles, and even in some mammals. Contrary opinions are, however, also defended.

The experimental investigations of BENOIT¹, DANTSCHAKOFF², WILLIER³, and GOLDSMITH⁴ support the hypothesis of a "Keimbahn" in birds. The removal of the entodermal, extra-embryonic germinal crescent by ultraviolet radiation (BENOIT) or by cauterization (DANTSCHAKOFF) caused complete sterility, while grafts of the sterile gonad-forming area, transplanted to the chorio-allantoic membrane, only developed into sterile gonads (WILLIER, GOLDSMITH). In the converse experiment, in which the gonad-forming area, while still sterile, was removed, normal gonads were formed cranially to the original wound. These gonads were reared on the chorio-allantoic membrane for as long as 15 days, and showed the formation of completely differentiated gonads.

Although there are still many points of doubt and several new data have already modified and complicated the original theory of WEISMANN, we can say that

the hypothesis of a "Keimbahn" has been strongly supported by facts in the Amphibians and partially also in birds, while the hypothesis may perhaps also have validity in the other groups of the Vertebrates. We may therefore pronounce the hope that this important hypothesis will be proved in the near future.

I will finish this short survey of our knowledge concerning this general biological problem with the hope and trust that a reading of this review may stimulate further histological and experimental work.

Zusammenfassung

Die «Keimbahn»-Hypothese WEISMANN'S muß entsprechend dem heutigen Stand der Vererbungslehre in verschiedener Hinsicht geändert werden.

Die deskriptiven Untersuchungen an den Anuren deuten auf einen entodermalen Ursprung der Urgeschlechtszellen hin. Die präsumtiven Urgeschlechtszellen sind durch den Besitz eines spezifischen Plasmas charakterisiert. Dieses Geschlechtsplasma verlagert sich während der Entwicklung von der Zelloberfläche zu einer mehr zentralen Stelle hin. Die experimentellen Befunde sind nicht sehr zahlreich; sie können diese Auffassung nur teilweise stützen.

Bei den Urodelen sind die deskriptiven Untersuchungen sehr widerspruchsvoll. Die experimentellen Daten weisen mit großer Wahrscheinlichkeit auf einen mesodermalen Ursprung der Urgeschlechtszellen aus dem Seitenplattenmaterial hin. Die Urgeschlechtszellen repräsentieren vermutlich spezifische Zellelemente, die schon vom Beginn der Entwicklung an eine bestimmte Fähigkeit zur Geschlechtszellentwicklung besitzen. Die endgültige Differenzierung wird durch einen mehr oder weniger spezifischen Einfluß des kaudalen Entoderms bewirkt. Die definitiven Geschlechtszellen entwickeln sich wahrscheinlich quantitativ aus diesen primären Urgeschlechtszellen.

Die Synthese der Befunde bei Anuren und Urodelen darf nur mit großem Vorbehalt als Arbeitshypothese gegeben werden: Die Ursprungsstellen der Geschlechtszellen dürften bei den einzelnen Gruppen der Wirbeltiere stark differieren. Die Bildung eines Geschlechtsplasmas, als erste Chemodifferenzierung, verursacht die Fähigkeit zur Geschlechtszelldifferenzierung. Die endgültige Determination durch das kaudale Entoderm stimmt mit einer Verlagerung des Geschlechtsplasmas in der Zelle überein.

Die Untersuchungen bei andern Wirbeltiergruppen deuten ebenfalls auf eine frühzeitige Sonderung der präsumtiven Urgeschlechtszellen hin. Die experimentellen Befunde unterstützen bei Vögeln die «Keimbahn»-Hypothese in ihrer neueren Form. Die Urgeschlechtszellen sollen hier von entodermalem Ursprung sein.

¹ J. BENOIT, C. R. Soc. Biol. Paris 104, 1329 (1930); Proc. 2nd int. Congress for Sex Research, 162 (1930).

² W. DANTSCHAKOFF, Verh. anat. Ges. Jena 85 (1929); Z. Zellf. mikr. Anat., Berlin 13, 448 (1931); 14, 376 (1932); 15, 581 (1932); C. R. Soc. Biol. Paris 109, 845 (1932); Z. Zellf. mikr. Anat. Berlin 18, 56 (1933); C. R. Soc. Biol., Paris 113, 874 (1933). — W. DANTSCHAKOFF, W. DANTSCHAKOFF JR., and L. BERESKINA, Z. Zellf. mikr. Anat., Berlin 14, 323 (1932).

³ B. H. WILLIER, Anat. Rec., Philadelphia 34, 158 (1926) (Abstract); Roux Arch., Berlin 130, 616 (1933), Anat. Rec., Philadelphia 70, 89 (1937).

⁴ J. B. GOLDSMITH, J. Morph., Philadelphia 58, 537 (1935).

On the Role of Substances present in the Seeds and arising in them during Germination in the Growth of Plants¹

By ARTTURI I. VIRTANEN, Helsinki²

The significance of the substances present in the seed and arising in them during germination for the development and growth of plant is a question that has been very little explored. The conception prevailed that after the appearance of chlorophyll in the seedling the plant becomes autotrophic in respect to its metabolism, in other words, is able to form all carbon compounds by CO₂ assimilation. The importance of the reserve nutrition of the seed hereafter remains obscure.

In this laboratory the subject mentioned in the title has been investigated since the early part of the 1930's. We came upon this when following the formation of certain vitamins in green plants. Together with my collaborators V. HAUSEN and SAASTAMOINEN³ we examined the development of vitamin C and carotene in different plants: pea, clover, and wheat, under different conditions of growth and noted that the vitamin content of the plant is generally highest during the period of powerful vegetative growth. Both the carotene and the vitamin C content fell in certain plants, e. g. wheat, already long before flowering, in others, e. g. pea, after the beginning of flowering. In general, it could be stated that the factors which prevent growth lower the vitamin content of plants. On the basis of these observations we concluded that vitamins are plant hormones necessary for normal metabolism and hence for growth. This concept was supported by the finding that the growth of the plant could be promoted in sterile cultures by adding vitamin C to the nutrient solution⁴.

In her doctoral thesis V. HAUSEN⁵ examined in detail the significance of vitamin C for the higher plants. The experiments showed that vitamin C formed in the seed during the germination period is necessary for the growth of the plant. This appeared distinctly when the experiment was conducted in the following way: After the seed had grown for some days—usually 5–9 days—its cotyledons were carefully removed, and the plant without cotyledons was aseptically trans-

ferred into a sterile nutrient solution. The plant grew at first weakly and formed some small leaves, but soon the growth stopped, and this the sooner the earlier the cotyledons were removed. The growth did not cease on account of possible injury to the plant through the removal of cotyledons, because if crystalline vitamin C was added to the nutrient solution the plant without cotyledons grew up to the flowering stage. Although it was not possible to induce by means of vitamin C—in the amounts used in the experiments—even approximately so good growth as in normal plants, the influence of vitamin C on growth was very distinct and strong. These experiments conclusively proved the significance of vitamin C formed in seeds during germination for the growth of plants.

The investigations have been continued in this laboratory after the war. SAUBERT-V. HAUSEN¹ reported recently on some results of the influence of vitamin-B complex, biotin, and vitamin K on the growth of cotyledonless plants. It appears from the experiments that also biotin and B complex have a slightly promotive effect on the growth. The influence of vitamin C is, however, far superior. It is interesting to note that the effect of different vitamins is largely additive as can be seen from Table 1.

Table I

Effect of various accessory growth substances on the growth of peas whose cotyledons were removed after a germination period of 5 days. Each figure represents the average value of the weight, the length, and the vitamin-C content of 20 plants.

Additions	Average fresh weight of seedling, mg	Average length of shoot, mm	Vitamin C per 100 g fresh matter, mg
Water (control)	85	170	24
Vitamin-B complex . .	181	190	52
Vitamin-B complex + biotin	756	540	64
Vitamin C	1450	680	154
Vitamin-B complex + biotin + vitamin C . .	2052	940	158
Normal plants	4746	1020	61

Our experiments with large amounts of vitamin C (100–120 mg ascorbic acid per pea plant, 1 l nutrient

¹ Lecture held at the Scandinavian Congress of Cereal Technicians in Helsinki, August 18, 1948.

² Biochemical Institute, Finland.

³ A. I. VIRTANEN, S. V. HAUSEN, and S. SAASTAMOINEN, *Ann. Acad. Sci. Fennicae, Ser. A.*, 38, No. 7 (1933); *Biochem. Z.*, 267, 179 (1933).

⁴ S. V. HAUSEN, *Suomen Kemistilehti B*, 8, 27 (1935).

⁵ S. V. HAUSEN, *Ann. Acad. Sci. Fennicae, Ser. A.*, 46, No. 3 (1936); *Biochem. Z.*, 283, 378 (1936).

¹ S. SAUBERT-V. HAUSEN, *Physiologia Plantarum* 1, 85 (1948).

solution) have shown that a plant without cotyledons can grow nearly as well as a normal plant when vitamin C is furnished to it (Fig. 1). Amino acids and the expressed juice of plants also promote growth noticeably.

Lately we have tried to find out the mode of action of vitamin C on plants. The idea that ascorbic acid would function as a regulator of the redox-potential in plants and so would have a decisive significance for growth does not seem impossible. In all previous experiments with cotyledonless plants the mineral solution contained nitrate as a N-source, i. e. a strongly oxidized nitrogen compound. Vitamin C noticeably lowers the redox-potential in such a solution. If a completely reduced nitrogen compound, viz. an ammonium salt, is used as a nitrogen source, the redox-potential of the nutrient solution is already as such lower. Whether vitamin C promotes growth in an ammonium salt solution to the same extent as in a nitrate solution was now an interesting problem. In order to solve it I have, together with SAUBERT-V. HAUSEN, carried out numerous experiments both with peas and with wheat in nitrate and ammonium nutrient

solutions. An interfering factor in these experiments is that the p_H in an ammonium sulphate solution soon falls as growth advances, while in Ca-nitrate solution it remains at p_H 6.5–6.7 or slightly rises from p_H 6.5 to 7. As it is difficult to regulate the acidity of the ammonium sulphate solution more exactly in the course of the experiment, the varying acidity of the nutrient solutions may affect the results. In spite of that, the data obtained prove that a pea without cotyledons and a wheat embryo free of endosperm grow markedly better without vitamin C in an ammonium solution than in a nitrate solution. The following experiments show this (Fig. 2 and 3.)

The addition of vitamin C has strongly promoted growth in a nitrate solution but not in an ammonium solution. The results of the experiments with wheat are always very distinct. On the other hand, the experiments with peas occasionally give variable results due to the fact that a pea embryo without cotyledons often is destroyed in an ammonium solution to which vitamin C is added. This has occurred so frequently in our experiments that it cannot be ascribed to an incident. The reason for this phenomenon is not known more exactly. Since the plants died already in the beginning before the p_H of the nutrient solution had fallen below 6.5, the increasing acidity cannot be the cause for this phenomenon. It should be mentioned in this connection that also a normal pea plant which, to begin with, grows particularly well on ammonium sulphate, can in some experiments suddenly wither already before or in the beginning of flowering. This can depend on the fact that the plant takes up with its roots, ammonium ions much more rapidly than nitrates¹ and forms from ammonium salts large amounts soluble nitrogen compounds—in the first place glutamic and aspartic acids and their amides—as

Fig. 1. — Effect of various accessory growth substances on the growth of peas whose cotyledons were removed after a germination period of 5 days.

Additions	Fresh weight of seedling, g		Length of shoot, cm
	shoot	root	
(1) No addition, Ca(NO ₃) ₂ . . .	0.128	0.217	23
(2) Inoculated with H7, no N . . .	0.460	1.051	39
(3) Root extract, Ca(NO ₃) ₂ . . .	0.573	1.269	42
(4) Hydrolysed casein, Ca(NO ₃) ₂ .	0.903	0.644	53
(5) All amino acids of casein, Ca(NO ₃) ₂	1.120	0.929	55
(6) Plant extract, Ca(NO ₃) ₂ . . .	0.972	1.489	58
(7) Vitamin C, Ca(NO ₃) ₂	4.668	2.738	85
(8) Normal plant, Ca(NO ₃) ₂ . . .	4.855	5.032	92

¹ A. I. VIRTANEN and H. LINKOLA, *Nature* 158, 515 (1946).

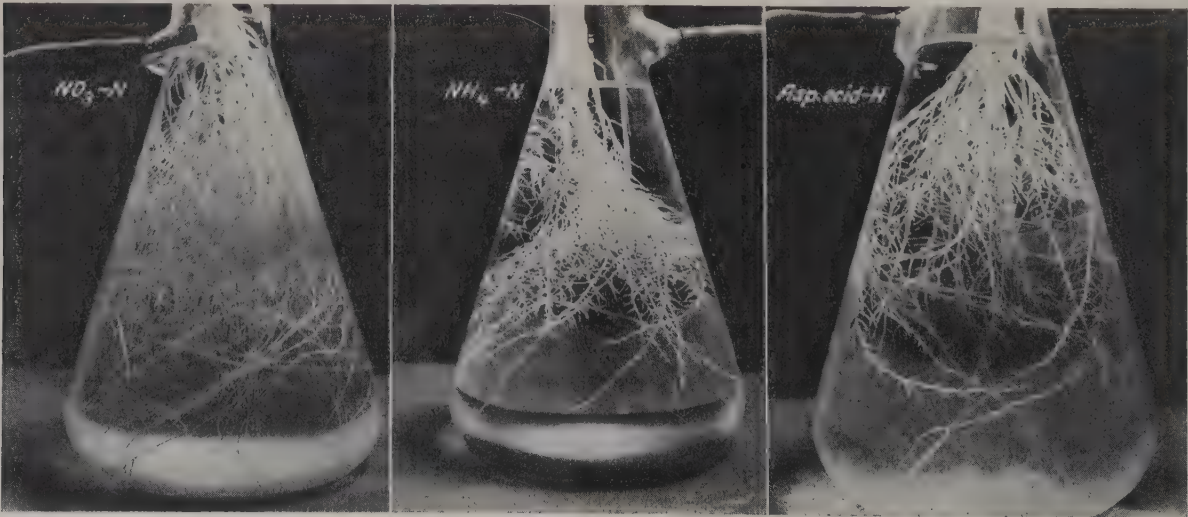


Fig. 1.

RAUTANEN¹ has shown in this laboratory. In the case that protein synthesis does not take place in a corresponding degree, the soluble nitrogen compounds, including ammonia, may, when their concentration has become sufficiently high, poison the plant. That this might cause the small cotyledonless plants to die right

In this connection I wish to mention some observations regarding the influence of ammonium and nitrate nitrogen on the form and structure of the roots of normal plants¹. It has consistently appeared in all experiments that the roots formed in a nitrate solution have a much finer structure than those grown in ammonium salts or amino acids. The small root branches of nitrate roots are sparse and long and grow parallel to the main root. The small root branches of the ammonium root are again short and lie perpendicularly to the main root. Fig. 4 illustrates the conditions in the pea.

The nature of the nitrogen source thus affects markedly the structure of the roots.

As clearly appears from the above, vitamin C promotes the growth of the cotyledonless pea as well as that of wheat free from endosperm in a nitrate solution. Between these plants there exists, however, a noteworthy difference. In the pea the influence of vitamin C is strong when the cotyledons are removed 5 days or still longer after the beginning of germination. But the endosperm must be removed from the wheat germ within a few hours or at least one day after moistening



Fig. 2. — Effect of ascorbic acid and different sources of N-nutrition on the growth of peas whose cotyledons were removed after a germination period of 5 days.

Additions	Dry weight of seedling, mg	Length of shoot, cm	N, %
(1) No addition, $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	396	61	3.79
(2) No addition, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	132	44	3.66
(3) Vitamin C, $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	410	65	3.13
(4) Vitamin C, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	663	89	3.57
(5) Normal plant, $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	867	113	2.40

at the start seems, however, scarcely likely, in particular as an increase of vitamin C causes the poisoning. Rather can a too low redox-potential in the nutrient solution be a cause for the phenomenon.

The above results concerning the different effect of vitamin C in nitrate and ammonium sulphate solutions support strongly the conception that the significance of vitamin C is at least partly dependent on its influence on the redox-potential. Continued investigations will disclose whether this explanation is sufficient.



Fig. 3. — Effect of ascorbic acid and different sources of N-nutrition on the growth of isolated wheat germs.

No. of experiment	Additions	N-nutrition	Dry weight of seedling, mg	Length of shoot, cm
1	None	$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	520	37
2	None	$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	720	46
3	None	$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	11	11
4	None	$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	123	28
5	None	$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	38	12
6	Vitamin C	$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	370	37
7	Vitamin C	$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	542	56

¹ A. I. VIRTANEN, Kemiantutkimus-Säätiön vuosikertomus 1946, p. 7 (Helsinki 1947). (Annual Report for 1946 of the Foundation for Chemical Research, in Finnish).

¹ N. RAUTANEN, Acta Chem. Scand. 2, 127 (1948).

of seed in order to secure a distinct effect from the addition of vitamin C. This difference depends apparently on the fact that the amount of vitamin C that



Fig. 4. — The shape of the roots of the pea-plant as affected by the nature of N-source.

is formed in the pea seed during germination is almost entirely located in the cotyledons, whereas in the wheat seed vitamin C accumulates already after the first day chiefly in the embryo.

The results reported above have unquestionably shown that the green plants are not autotrophic immediately the first green leaf has developed. In other words, they are unable to produce all necessary substances through carbon dioxide assimilation, but are dependent even some time after chlorophyll formation on the substances contained in the seed. The machinery required by the green plant for a fully autotrophic life does not develop to completion without a longer or shorter heterotrophic time, a period during which the plant receives necessary specific substances from the seed. This time is variable for different plants. The growth of the pea, for instance, is weakened if the cotyledons are removed even as long as a fortnight after germination has commenced, whereas the growth of wheat is little influenced if the endosperm is removed several days after the beginning of germination. It is the task of future research to find out what deficiencies arise in the metabolism of the plant without these substances.

The decisive significance of the chemical composition of the seed for the development of the plant is revealed in a new light through the results obtained. Since vitamin C, which is formed during germination, affects the growth of the plant in a high degree, it

can be supposed that, the more abundant the formation of vitamin C in the seed, the stronger the future plant. If this be true, it would be possible to advance plant breeding to a great extent by giving due attention in the selection of the seed material to the quantity of vitamin C formed during germination. Besides vitamin C there are, as appeared from the above results, many other important substances which the plant receives from the seed. Elucidation of them will certainly need much work.

The application of the technique we have used in this laboratory for the elucidation of the significance of different substances formed in the seeds, i.e. separation of the embryo from the reserve nutrients in the germinating seed and culture of the embryo in a sterile nutrient solution in light, renders it possible to examine the influence of different factors on the growth under natural conditions. Later BONNER¹ and BONNER have used a somewhat different technique. They have grown isolated embryos on agar with 4% cane sugar in test tubes. The tubes were kept in the dark in order to prevent formation of chlorophyll. Under such experimental conditions it is possible to examine the influence of different vitamins on the growth of the embryo undisturbed by assimilation and the autotrophic growth depending on it.

The results obtained in this laboratory² by the method of BONNER are illustrated by Fig. 5. It can be seen that the effect of vitamin C has been greatest even

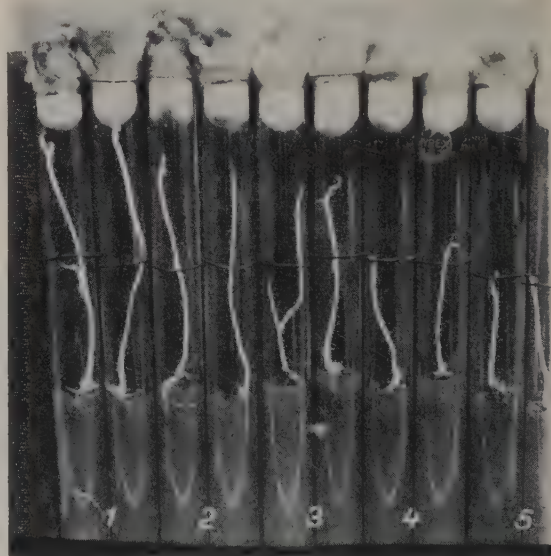


Fig. 5. — Embryo cultures, supplied with various growth substances.

- 1 Vitamin-B complex + biotin + vitamin C
- 2 Vitamin C
- 3 Vitamin-B complex + biotin
- 4 Vitamin-B complex
- 5 Control, no additions

¹ J. BONNER and D. BONNER, Proc. Nat. Acad. Sci. U.S. 24, 70 (1938).

² S. SAUBERT-V. HAUSEN, Physiologia Plantarum 1, 85 (1948).

then. However, biotin and B-complex have had a greater influence respectively than in the experiments performed in the light. This suggests that the factors of B group are synthesized in such high degree by assimilation that their effect in light remains slight, as is evident from the above results. Which of the two methods is most suited for experimenting depends on whether the aim is to examine the natural growth of the plant, i. e. both the autotrophic and the heterotrophic, or only the heterotrophic. In the former case our method is the only possible one, in the latter that of BONNER.

In addition to specific organic substances, also mineral substances in the seed naturally have a great bearing on the growth of the plant. In particular, the content of certain trace elements seems to be of great importance in practice, too. In the 1930's we made the following finding in this laboratory¹.

When the pea plant was grown in a nutrient solution for which tap water was used with the addition of ordinary mineral substances but no trace elements, the plant grew normally and also produced seeds. When we again performed a similar experiment with these seeds, the pea grew at first but began later to wither. It did not form any seeds. If ashes of burnt soil were added to the nutrient solution, the pea grew quite normally. This experiment suggested that the trace element content of normal seeds was high enough to provide the plant with such amounts of trace elements that these, together with the elements present in tap water, were adequate for the normal growth of the pea. In this way, however, the seeds produced were impoverished in respect to the particular element, so that they no more contained the same amount of trace elements as the normal commercial seeds. What the lacking trace element was did not yet appear from our preliminary experiments. Later ERKAMA² in this laboratory has examined the role of copper and manganese in the growth of higher plants. These investigations revealed that the lacking trace element in our experiments had been copper.

The results recorded show clearly that the trace element content of the seeds can have an especially great importance if the substrate contains too little of some trace element. If the content of the particular element in the grain is high, the plant can thrive well even if the soil is poor in that respect, whereas grain that contains less of the said element than normal can give a much poorer crop in such a soil.

As a summary of the above I wish to state in conclusion that the decisive significance the chemical composition of the seed has on the development of the plant is a fact, and that the research in this respect

has so far taken the first steps only. It is likely that in this field extensive research activity will go on, which will help to widen our knowledge of the chemical composition of seeds and plants.

*

Later experiments have confirmed the view that the reducing properties of vitamin C are of high significance for the plants grown in nutrient solutions with nitrate. In addition to vitamin C many other substances, such as reductone, cysteine, and glutathione in suitable concentrations promote growth in nutrient solutions with nitrate. With ammonium salts these reducing substances are either ineffective or, in somewhat higher concentrations, injurious. Our measurements have also shown that vitamin C as well as other reducing substances added to the substrate lower the redox potential within the plant. The redox potential within the plants was determined by sticking two platinum electrodes and a HCl-agar-bridge into the stem of the growing plant and by measuring the potential in the course of ten days.

Our experiments have thus revealed that the reduction of nitrate does evidently not take place unless the reducing substances present in the plant lower the redox potential to a suitable level. The suitability of nitrate and ammonium salts for the nitrogen nutrition depends decisively on the redox potential.

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wird zunächst die Wirkung der beim Keimen der Samen entstehenden Vitamine behandelt: Wenn die Kotyledonen aus etwa 5 Tage lang keimenden Erbsen entfernt werden, dann wachsen die Keimlinge nur sehr langsam in sterilen Nährlösungen, die Nitrat als Stickstoffquelle enthalten. Das gleiche gilt für Weizen, der 1–2 Stunden gekeimt hat und dem dann das Endosperm herausgenommen wird. Wenn in diesen Fällen der Nährlösung Ascorbinsäure zugesetzt wird, dann beginnt ein Wachstum, das unter günstigen Umständen dem normalen nahekommt.

Bei der Untersuchung der Ascorbinsäurewirkung konnte festgestellt werden, daß die kotyledonfreien Erbsen, ebenso wie auch der endospermfreie Weizen, ohne Ascorbinsäurezusatz wachsen, wenn Ammoniumsalze als Stickstoffquelle dienen. Durch eine größere Konzentration von Ascorbinsäure wird das Wachstum gehemmt. Diese Befunde stützen die Arbeitshypothese, daß die Ascorbinsäure durch eine Herabsetzung des Redoxpotentials wirkt. Das Nitrat kann ohne diese Potentialsenkung offenbar nicht reduziert werden. Für diese Annahme spricht auch, daß die Ascorbinsäure durch bestimmte Mengen von Redukton, Glutathion und Cystein ersetzt werden kann.

Durch Ascorbinsäure und durch die anderen erwähnten reduzierenden Stoffe wird das Redoxpotential sowohl in den Lösungen wie auch in den wachsenden Pflanzen herabgesetzt. Die verschiedene Wirkung des Nitrat- und Ammoniumstickstoffs ist demnach vor allem auf das Redoxpotential zurückzuführen.

¹ A. I. VIRTANEN and S. V. HAUSEN, *Planta* 31, 263 (1940).

² J. ERKAMA, *Ann. Acad. Sci. Fennicae, Ser. A., II. Chem.*, No. 25 (1947).

Brèves communications - Kurze Mitteilungen Brevi comunicazioni - Brief Reports

Les auteurs sont seuls responsables des opinions exprimées dans ces communications. - Für die kurzen Mitteilungen ist ausschließlich der Autor verantwortlich. - Per le brevi comunicazioni è responsabile solo l'autore. - The editors do not hold themselves responsible for the opinions expressed by their correspondents.

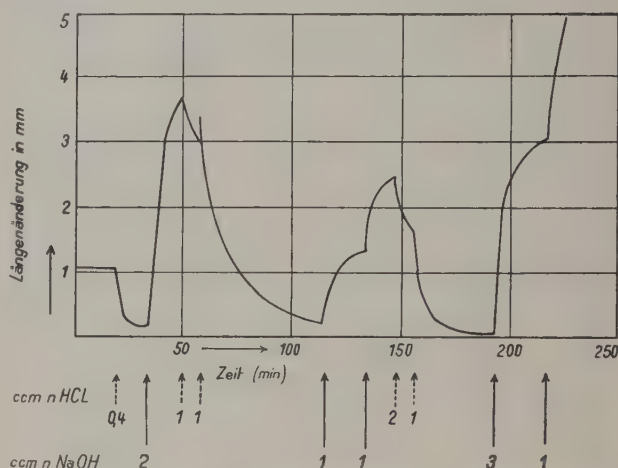
Reversible Dehnung und Kontraktion bei Änderung der Ionisation eines Netzwerks polyvalenter Fadenmolekülonen

(Mögliches Modell einer Muskelkontraktion)

Die Gestalt der Moleküle von Polymethacrylsäure in verdünnt wässriger Lösung ist stark vom p_H der Lösung, d.h. vom Ionisationsgrade abhängig^{1,2}. Bei Zusatz von Alkali zur Lösung der stark geknäuelten undissoziierten Säure findet eine stetige Ausweitung bis zum praktisch völlig gestreckten Faden statt. Die Formänderung gibt sich u. a. dadurch zu erkennen, daß n_{sp}/c für eine Lösung vom Polymerisationsgrade $Z = 650$ und einer Konzentration $c = 1/800$ Grundmol pro Liter für die freie Säure gleich 1,55 ist und daß diese Zahl auf 300, also rund um einen Faktor 200 zunimmt, wenn man die Hälfte der Carboxylgruppen mit Alkali neutralisiert. Es wurde darauf hingewiesen¹, daß diese durch Ladungsänderungen bewirkte reversible Veränderung der Molekülgestalt eine Analogie zur Muskelkontraktion sein könnte, indem die kontraktile Substanz des Muskels ebenfalls aus Fadenmolekülen, nämlich aus Eiweißmolekülen, sowie z. B. aus Kaliumverbindungen, welche verschiedenen Ladungszustand haben können, besteht. Auf mögliche Beziehungen der Gestalt der Eiweißmoleküle zur Muskelkontraktion ist im übrigen schon von verschiedenen Autoren (K. H. MEYER) u. a. hingewiesen worden.

Es hat sich nun gezeigt, daß sich die an gelösten polyvalenten Fadenmolekülen gefundene reversible Kontraktion und Dehnung auf makroskopische Systeme übertragen läßt, wenn die ionisierbare Gruppen tragenden Fadenmoleküle zu einem räumlichen Netz vereinigt werden, z. B. in folgender Weise: eine Lösung, welche 3% Polyacrylsäure und 0,3% Glycerin sowie 0,03% H_2SO_4 enthält, wird auf eine paraffinierte Glasplatte gegossen und eintrocknen gelassen. Man erhält eine Folie, welche sich leicht von der Unterlage abheben läßt. Ein aus dieser Folie geschnittener Streifen wird an den Enden durch Klammern gefaßt, das untere Ende durch ein Gewicht belastet, beispielsweise so, daß die Folie mit 10 kg/cm^2 Querschnitt auf Zug beansprucht wird. Die so belastete Folie wird in einen Wärmeschrank von etwa 100°C gebracht; sie wird bei der erhöhten Temperatur kautschukelastisch und plastisch fließend und durch das angehängte Gewicht beispielsweise auf das 3–4fache der ursprünglichen Länge gedehnt. Im Laufe von etwa 3–4 Stunden tritt durch die katalytische Wirkung der Schwefelsäure eine teilweise Veresterung der im Glycerin enthaltenen OH-Gruppen mit COOH-Gruppen der Polyacrylsäure ein. Nach dieser Wärmebehandlung wird das für die Dehnung verwendete Gewicht durch ein kleineres Gewicht,

beispielsweise durch ein Gewicht, welches gleich dem 4fachen des Trockengewichtes der Folie ist, ersetzt. Man hängt diese, nur wenig belastete Folie in destilliertes Wasser. Man beobachtet, daß sie quer zur Dehnungsrichtung stark quillt, während sie sich in der ursprünglichen Dehnungsrichtung (Längsrichtung) eher etwas kontrahiert (beispielsweise von 57 auf 53 mm).



Mit Hilfe von Glycerin zu einem räumlichen Netz verbundene Polyacrylsäure; Längenänderung des in einem Bad von 500 cm^3 aufgehängten mit 40 mg belasteten Fadens bei wechselnder Zugabe von HCl und NaOH. Dehnung bei Zugabe von NaOH, Kontraktion bei Zugabe von HCl.

Es zeigt sich, daß sich dieser makroskopische Faden, welcher am untern Ende ein kleines Gewicht trägt, in reversibler Weise dehnt und kontrahiert, wenn man zu dem Bad, in welchem er aufgehängt ist, abwechselnd kleine Mengen von Alkali und Säure zusetzt. In der Abbildung sind die Längenänderungen in mm aufgetragen, welche am Beispiele eines Fadens beobachtet wurden, welcher ein Trockengewicht von 11 mg besaß, vor der Dehnung im Wärmeschrank eine Länge von 17 , nach der Dehnung und vor dem Quellen eine Länge von 57 mm , nach dem Quellen eine Länge von 53 mm hatte und dessen unteres Ende im Bad bei 18°C mit 40 mg belastet war. Als Abszisse ist die Zeit in Minuten, als Ordinate die Längenänderung in mm aufgetragen. Die Pfeile geben die Zeitpunkte an, in welchen dem Bade (500 cm^3 Wasser) Zusätze verschiedener Mengen, z. B. 1 oder 2 cm^3 n HCl bzw. n NaOH beigegeben wurden. Man erkennt, wie bei zehnmaligem aufeinanderfolgendem Zusatz von Säure bzw. Lauge stets bei Säurezusatz eine Kontraktion, bei Zusatz von Lauge eine Verlängerung eintritt^{1,2}.

¹ Diese Kurve wurde erstmals anlässlich eines physiologisch-chemischen Kolloquiums am 18. Mai 1949 mitgeteilt.

² Versuche, welche in Gemeinschaft mit B. HARGITAY durchgeführt wurden, haben gezeigt, daß je nach den genauen Versuchsbedingungen auch größere Effekte, beispielsweise Kontraktionen und Dehnungen um 300% bei Zugabe von Säure und Lauge erhalten werden können.

¹ W. KUHN, O. KÜNZLE und A. KATCHALSKY, Bull. Soc. Chim. Belg. 57, 421 (1948).

² W. KUHN, O. KÜNZLE und A. KATCHALSKY, Helv. chim. acta 31, 1994 (1948). Siehe auch: J. J. HERMANS und J. TH. G. OVERBEEK, Bull. Soc. Chim. Belg. 57, 154 (1948).

Die Deutung dieser abwechselnden Kontraktion und Streckung des Fadens kommt nach dem eingangs Gesagten dadurch zustande, daß bei Zusatz von Alkali infolge gegenseitiger Abstoßung der auf dem Faden befindlichen COO^- -Ionen eine teilweise Entknäuelung und damit eine Streckung der zwischen Verknüpfungspunkten des Netzwerkes liegenden Fadenteile (der Netzbögen) herbeigeführt wird. Bei Säurezusatz findet ein Übergang der COO^- -Ionen in nichtgeladene COOH -Gruppen statt; die teilweise entknäuelten Netzbögen haben das Bestreben, in die wahrscheinlichste Konstellation zurückzukehren; sie bewirken dadurch eine Kontraktionstendenz in ähnlicher Weise, wie dies beim gedehnten Kautschuk der Fall ist.

Nach einer brieflichen Mitteilung von A. KATCHALSKY hat er zusammen mit H. VOGEL ein Kopolymerisat von Methacrylsäure und Divinylbenzol hergestellt, welches bei abwechselndem Zusatz von Alkali und Säure sehr stark quillt und entquillt. (Siehe die nachfolgende Mitteilung von A. KATCHALSKY). Es handelt sich um Beobachtungen, welche zu unsern Versuchen weitgehend analog sind, mit dem Unterschied, daß die Orientierung der Netzbögen bei diesen isotropen Präparaten fehlt.

Mit Sicherheit ist gezeigt, daß die Formänderung, welche bei Ladungsänderungen polyvalenter Fadenmoleküle eintritt, vom gelösten Einzelfaden auf makroskopische Systeme überführt und zur Leistung mechanischer Arbeit verwendet werden kann.

Ursprung der freien Energie für die Arbeitsleistung bei der Kontraktion: wenn wir, was sich mit unserem Faden durchführen läßt, den unbelasteten Faden durch Zusatz von Alkali dehnen, ihn dann belasten und den belasteten Faden durch Zusatz von Säure zur Kontraktion bringen, so ist chemische Energie in mechanische Energie umgesetzt worden. Diese rührt davon her, daß die Netzbögen beim belasteten Faden stärker entknäuel sind als bei gleichem p_{H} oder gleichem Ionsationsgrade beim unbelasteten Faden. Nun ist beim künstlich entknäuel gehaltenen Faden die effektive Säuredissoziationskonstante der COOH -Gruppen größer als beim sonst gleichen, stärker geknäuelten Faden. Die freie Energie, welche bei der Freisetzung der Polyacrylsäure bei Zusatz von HCl zum Na -Salz auftritt, ist also beim belasteten und unbelasteten Faden ungleich groß und es ist diese Differenz, welche als mechanische Arbeitsleistung in den beschriebenen Versuchen auftritt.

W. KUHN

Physikalisch-Chemisches Institut der Universität Basel, den 20. Mai 1949.

Summary

A three-dimensional network containing oriented filaments of polyacrylic acid can be obtained by heating mechanically stressed foils of this substance, containing some glycerol and some sulfuric acid.

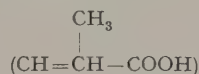
Those filaments, if suspended in water, swell anisotropically. They contract and dilate reversibly upon alternating addition of small amounts of acid and alkali to the medium in which they are suspended.

Rapid Swelling and Deswelling of Reversible Gels of Polymeric Acids by Ionization

(A synthetic "Contractile System")

As a result of the investigation of aqueous solutions of polymeric acids¹ it was suggested that the change of the properties of the solutions with ionization is due to a corresponding change in the molecular shape. It was assumed that with increasing p_{H} , i.e. increase in the degree of ionization, the polymer molecules are stretched by the electrostatic repulsive forces acting between the carboxylate ions; conversely, upon neutralization of the charged groups the molecule is again coiled by the Brownian movement. This hypothesis was successfully applied to the interpretation of the viscosity, double refraction of flow, and potentiometric titration of solutions of polymeric acids.

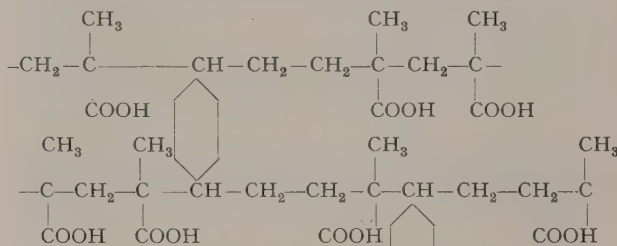
It was felt, however, that the changes brought about by the charging of the molecules might also occur on a macroscopic scale in systems exhibiting contractions and dilatations, such as biological systems of the muscle type. A model system of this type was obtained by copolymerizing methacrylic acid



with a low percentage of divinyl benzene



to give a three dimensional, cross-linked polymer, of the general formula:—



This copolymer swells to a remarkable extent in aqueous alkali. A small sample of the substance may be induced to perform many rapid and reversible contractions and dilatations under the microscope by successive additions of acid and alkali. Intermittent washing with distilled water is necessary to remove the salt formed in the process of neutralization.

In order to get a quantitative measure of the degree of swelling under the influence of alkali the following experiments were performed:— Small amounts of copolymer were soaked in water containing sufficient alkali to neutralize a definite fraction (α) of the carboxylic groups. During a few hours practically all the alkali was taken up and the polymer swollen to a considerable extent (thermodynamic equilibrium is attained only after a longer time). The weight ratio (W) of the swollen polymer to the original increases steadily with α to a maximum value and then at very high degrees of

¹ A. KATCHALSKY and P. SPITNIK, J. Polym. Sci. 2, 432 (1947). — W. KUHN, O. KUENZLE, and A. KATCHALSKY, Bull. Soc. Chim. Belg. 57, 421 (1948); Helv. chim. acta 31, 1994 (1948); J. Polym. Sci. in the press.

ionization begins to decrease slowly (Fig. 1). The degree of swelling, compared with other equilibrium type gels, is very large. On adding mineral acid the highly swollen gels contract rapidly to the original volume.

These phenomena may be interpreted as follows:—The equilibrium swelling of the polymeric acid gels is brought about by two opposing tendencies:—

(1) The solution tendency of the polymeric molecules and the osmotic pressure of the cations of the alkali bound by the gel.

(2) The caoutchouc-type contraction tendency of the stretched polymer molecules.

As in our case the polymeric acid is ionized and stretched by the electrostatic repulsion of the carboxylate ions, this contraction tendency is diminished to a considerable extent, and the gel can be swollen with greater ease than non-charged molecules. As soon as the ionized groups are neutralized by the addition of strong acid, the polymer molecules begin to contract and press out the imbibed water. At high degrees of neutralization the concentration of the opposing ions in the gel becomes large enough to screen the negative charges and thus diminishes the electrostatic repulsion of the carboxylate ions; thus, at neutralization degrees higher than 70% further addition of alkali causes contraction of the gel. Similar phenomena were observed in the viscosity of solutions of polymethacrylic acid.

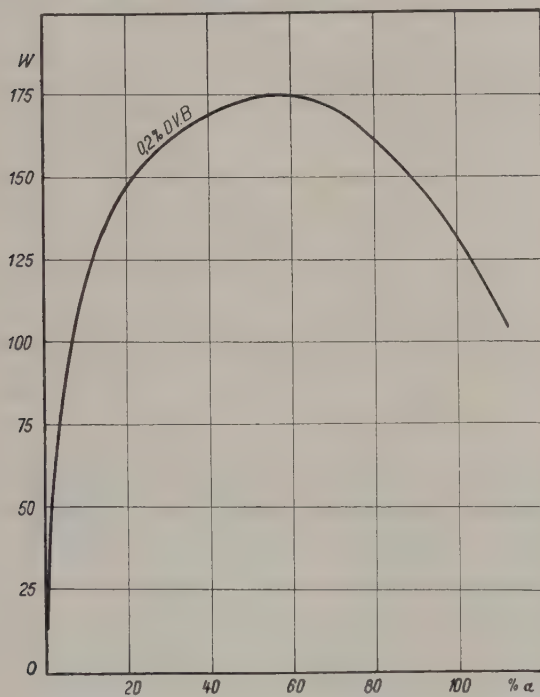


Fig. 1. — Equilibrium swelling of a methacrylic acid-divinyl benzene copolymer (0.2% D.V.B.) in aqueous alkali.

W The weight ratio of the swollen to the unswollen polymer.

α The percentage of neutralization of the carboxylic groups.

As might be expected, the swelling capacity decreases with increasing degree of cross-linking. In Fig. 2 are given the results of a series of experiments with copolymers of different divinyl benzene content.

In the phenomena discussed here the chemical ionization energy is transformed directly into mechanical energy. We may therefore regard them as the first synthetic examples of mechanochemical systems. In

subsequent papers similar models based upon polar derivatives of butadiene and exhibiting greater mechanical strength will be presented.

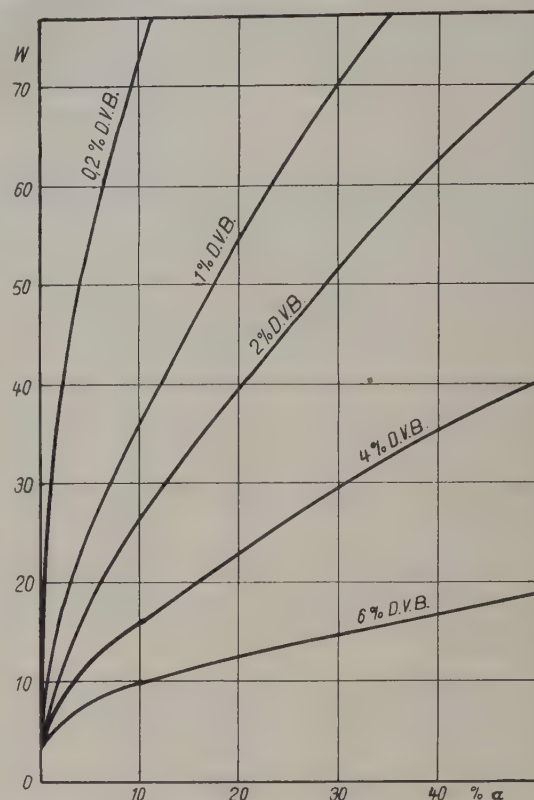


Fig. 2. — Equilibrium swelling of methacrylic acid divinyl benzene copolymers of different divinyl benzene (D.V.B.) content at various degrees of neutralization of the carboxyl groups with aqueous NaOH.

W The weight ratio of the swollen to the unswollen polymer.

α The percentage of neutralization of the carboxyl groups.

In the course of our work we learned from W. KUHN about his interesting experiments on anisotropic but very similar systems exhibiting a strong and rapid contractibility. As the theoretical framework of the behaviour of polymeric electrolytes was the result of a long-standing co-operation with W. KUHN and his school in Basle it was decided to publish this note simultaneously with his.

The author wishes to express his thanks to Miss H. VOGEL for help in carrying out the experiments.

AHARON KATCHALSKY

The Weizmann Institute of Science, Rehovoth, Israel, June 10, 1949.

Résumé

Le gonflement et dégonflement rapide et accentué des copolymères de l'acide méthacrylique et du divinyl benzène dans des solutions aqueuses alcalines et acides ont été étudiés.

Les phénomènes ressemblent aux contractions et dilatations des systèmes biologiques.

L'interprétation donnée est basée sur l'effet du redressement des chaînes moléculaires sous l'influence de la répulsion électrostatique des groupes carboxyliques ionisés, qui se contractent lors de la neutralisation des charges.

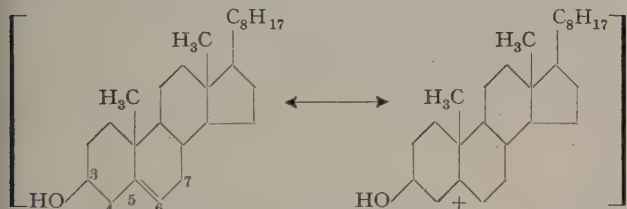
Die direkte Halogenierung des Cholesterins in der Allylstellung (C₇-Atom)

(Sterine als ionoide Systeme II¹)

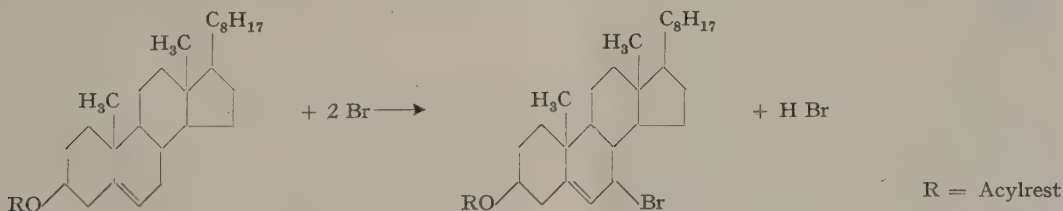
K. ZIEGLER und Mitarbeiter² erwähnten kurz in ihrer Abhandlung *Über die Halogenierung in der Allylstellung*, daß sich Cholesterin mit Bromsuccinimid bromieren ließe. In der Folge haben sich mehrere Arbeitskreise³⁻⁷ erfolgreich mit diesem Gegenstand befaßt. Das in 7-Stellung eintretende Brom wird anschließend als HBr abgespalten und führt zum 7-Dehydrocholesterin (Provitamin D₃).

Wir sind nun von einer ganz anderen Seite her, nämlich der Untersuchung über die Karbeniumsalzbildung zwischen Cholesterin und Perchlorsäure^{1,8} und dem Studium der in der Literatur bekannten Substitutions- und Additionsreaktionen am Ring B des Cholesterins, zu einer speziellen Theorie über den Additions- und Substitutionsmechanismus am Cholesterinkern gelangt, die – experimentell realisiert – zu überraschenden Resultaten führte und die wir für den speziellen Fall der Bromierung des Cholesterins kurz auseinandersetzen wollen:

Die C-Atome 3, 4, 5, 6 und 7 des Cholesterinkerns lassen sich je nach der Bindungsfestigkeit ihrer Elektronen in zwei Gruppen einteilen. Die C-Atome 3, 5 und 7 besitzen instabile und die C-Atome 4 und 6 stabile Elektronenoktetts. Dies läßt sich durch zahlreiche aus der Literatur bekannte Substitutionsreaktionen mit und ohne Konfigurationswechsel belegen. Die Doppelbindung in 5,6-Stellung ist nur als eine der beiden möglichen elektromeren Grenzzustände zu betrachten:



Wir fanden nun, daß die Addition von Brom^{9, 10}, HCl¹¹ und HClO¹² in Lösungsmittel mit Dipolstruktur ausschließlich über Kryptoionen erfolgt⁸.



Im Hinblick auf eine Substitution in 7-Stellung ist zu sagen, daß der positive Charakter der C-Atome 5 und 7 nicht gleich stark ausgeprägt ist. Das C₇-Atom ist negativer als das C₅-Atom¹ (in Anlehnung an die Ausdrucksweise bei der elektrochemischen Spannungsreihe der Metalle), daher wird bei der Spaltung der C₇-H-Bindung jedes der beiden Atome sein Bindungselektron behalten, d. h., die Substitution wird nicht kryptoionisch, sondern über Radikale erfolgen. Im Falle der Bromierung müßte durch Anwendung atomaren Broms ein 7-Substitutionsderivat gefaßt werden können. Die entsprechend angesetzten Versuche übertrafen alle unsere Erwartungen bei weitem.

Es ist uns gelungen², Ester des Cholesterins *direkt mit Brom* in Tetrachlorkohlenstoff mit Licht im Bereiche des Bromkontinuums (Absorptionsmaximum 4100 Å) glatt in die entsprechenden 7-Bromcholesterylester in einer Ausbeute von 55–65% der Theorie überzuführen (siehe untenstehende Strukturformel).

Analog erhält man mit Chlor die 7-Chlorcholesterylester in bedeutend schlechterer Ausbeute. In allen Fällen entwickelt sich die einer normalen Substitution entsprechende Halogenwasserstoffmenge.

Der Beweis für die 7-Stellung des Halogens und das Vorhandensein der 5,6-Doppelbindung wurde durch folgende Umsetzungen erreicht:

1. Das Halogen wurde durch Schütteln mit Silberhydroxyd³ und anschließender Benzoylierung in das Dibenzoat des Δ^5 -Cholesten-3,7-diols übergeführt. Smp. 170–171°. Der Mischschmelzpunkt mit einem Vergleichspräparat, das nach WINDAUS und Mitarbeiter⁴ hergestellt wurde, ergab keine Depression.

2. Das 7-Halogencholesterylbenzoat wurde mit tertiären Basen^{3,5} in das 7-Dehydrocholesterylbenzoat vom Smp. 139–140° übergeführt. Das daraus gewonnene 7-Dehydrocholesterin zeigte folgende Absorptionsmaxima:

λ in m μ	$E \begin{cases} 1 \text{ cm} \\ 1\% \end{cases}$
271,5	311
282	328
294	186

Nach Bestrahlung mit Ultraviolettlicht¹ schmolz das nach der Veresterung erhaltene Vitamin-D₃-dinitro-

¹ H. SCHALTEGGER, Helv. chim. acta, 29, 285 (1946); Exper. 2, 27 (1946).

² K. ZIEGLER, A. SPÄTH, E. SCHAAF, W. SCHUMANN und E. WINKELMANN, Ann. Chem. 551, 80 (1942).

³ H. B. HEMBEST und E. R. H. JONES, Nature 158, 169 (1946), Brit. P. 574432, U. P. 2441091.

⁴ J. A. KEVERLING BUISMAN, W. STEVENS und J. VAN DER VLIET, Rec. Trav. Chim. Pays-Bas, 66, 83 (1947).

⁵ J. REDEL und B. GAUTHIER, Bull. Soc. Chim. France 607 (1948).

⁶ A. E. BIDE, H. B. HEMBEST, E. R. H. JONES, R. W. PEEVERS und P. A. WILKINSON, J. Chem. Soc. London 1783 (1948).

⁷ ALB. LÖWENBEIN, Brit. P. 604328 (C. A. 43, 700 [1949]).

⁸ Gegenstand einer späteren Publikation a.a.O.

⁹ A. WINDAUS, Ber. Dtsch. chem. Ges. 39, 518 (1906).

¹⁰ A. REINITZER, Mh. Chem. 9, 421 (1888).

¹¹ E. MAUTHNER, Mh. Chem. 27, 305 (1906). – E. WAGNER, Bioch. Z. 261, 64 (1933).

¹² S. MORI, Chem. Abstr. 41, 3807b (1947).

benzoat aus Aceton-Methanol bei 128°, aus Isopropyläther bei 136–138°⁶.

¹ Spaltet man nämlich von 7-Bromcholesterylester mit tertiären Basen HBr ab, so erhält man neben 30–40% 7-Dehydrocholesterin als Hauptprodukt das Δ^4 4,6-Cholestadienol-3^{3,5}. Die Reaktion geht intermediär über das mesomere Allylkation (siehe umstehende Formel):

Das Br' wandert an das positivere C₅-Atom und spaltet nach «4» HBr zum 4,6-Dien ab.

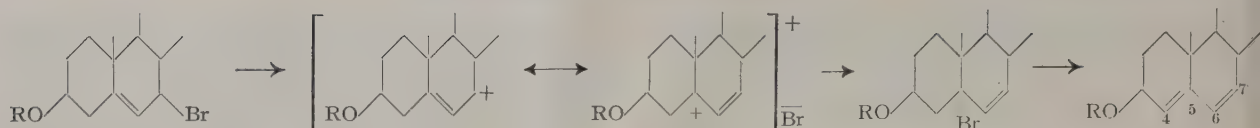
² Unsere Patentanmeldungen vom 6. Oktober 1948.

³ J. A. KEVERLING BUISMAN, W. STEVENS und J. VAN DER VLIET, Rec. Trav. Chim. Pays-Bas, 66, 83 (1947).

⁴ A. WINDAUS, H. LETTRÉ und P. SCHENK, Ann. Chem. 520, 98 (1935).

⁵ A. E. BIDE, H. B. HEMBEST, E. R. H. JONES, R. W. PEEVERS und P. A. WILKINSON, J. Chem. Soc. London 1783 (1948).

⁶ A. WINDHAUS und Mitarbeiter, Ann. Chem. 533, 118 (1937).



Hergestellt wurden durch direkte Photohalogenierung folgende 7-Halogencholesterylster: (Die beiden ersten sind bereits von anderen Autoren^{1,2} mit Hilfe von Bromsuccinimid hergestellt worden).

	Zersp.	$[\alpha]_D^{20}$
7-Bromcholesterylacetat	109–111°	–241° ³
7-Bromcholesterylbenzoat	141–142°	–170°
7-Bromcholesteryltosylat	109–110°	–196°
7-Chlorcholesterylbenzoat	168°	–122°

Die englischen Autoren⁴ fanden für das gleiche 7-Chlorcholesterylbenzoat, dargestellt aus 7-Oxycholesterylbenzoat mit PCl_3 , einen Schmelzpunkt von 150° und eine Drehung von $[\alpha]_D^{20} = -119^\circ$.

Bei der Bromierung des Cholesterylbenzoats mit freiem Brom konnten wir in geringer Menge neben dem 7-Monoderivat noch ein x, 7-Dibromcholesterylbenzoat, prismatische Plättchen, Zersp. 141–142°, $[\alpha]_D^{20} = -163^\circ$ (2%ig in CHCl_3) isolieren, das nach der HBr-Abspaltung ebenfalls ein 7-Dehydroderivat lieferte.

Bei geeigneter Reaktionsführung der Bromierung mit Brom erhält man ein Reaktionsprodukt, welches sich von demjenigen mit Bromsuccinimid erhaltenen in keiner Weise unterscheidet. Durch Kristallisation aus Isopropyläther erhält man die 7-Bromcholesterylster in schönen weißen Nadeln. Auch die Ausbeuten an 7-Brom-ester stehen denjenigen nach der Bromsuccinimidmethode erhaltenen in keiner Weise nach.

Zusammenfassend ergibt sich, daß die direkte photochemische Bromierung der Cholesterylster ausschließ-lich zu 7-Bromcholesterylsteren führt. Nach der INGOLDSCHEN Systematik dürfte hier ein SR2-Mechanismus vorliegen.

Es ist eine gut bekannte Tatsache, daß Cholesterin oder dessen Ester mit Brom einerseits aus Eisessig oder Äther das schön kristallisierte Dibromid^{5,6} mit HCl andererseits das Hydrochlorid⁷ geben. Dieses für Olefine charakteristische Verhalten des Cholesterins dürfte die Ursache gewesen sein, daß eine Substitution in der Allylstellung (C_7 -Atom) durch direkte Bromierung gar nicht in Erwägung gezogen wurde. Es sind gerade 60 Jahre her, seit REINITZER⁸ durch Einwirken von Brom auf Cholesterylacetat das 5,6-Dibromcholesterylacetat erhielt.

¹ H. B. HEMBEST und E. R. H. JONES, *Nature* 158, 169 (1946), *Brit. P.* 574432, *U. P.* 2442091.

² J. A. KEVERLING BUISMAN, W. STEVENS und J. VAN DER VLIET, *Rec. Trav. Chim. Pays-Bas*, 66, 83 (1947).

³ (2%ig in CHCl_3)

⁴ A. E. BIDE, H. B. HEMBEST, E. R. H. JONES, R. W. PEEVERS und P. A. WILKINSON, *J. Chem. Soc. London* 1783 (1948).

⁵ A. WINDAUS, *Ber. Dtsch. chem. Ges.* 39, 518 (1906).

⁶ A. REINITZER, *Mh. Chem.* 9, 421 (1888).

⁷ E. MAUTHNER, *Mh. Chem.* 27, 305 (1906). – E. WAGNER, *Bioch. Z.* 261, 64 (1933).

Ich möchte es nicht unterlassen, Frl. G. BLASCHKE und E. ALBRECHT für ihre tatkräftige Mitarbeit zu danken.

H. SCHALTEGGER

Aus der wissenschaftlichen Forschungsabteilung der Dr. A. Wander AG., Bern, den 4. Mai 1949.

Summary

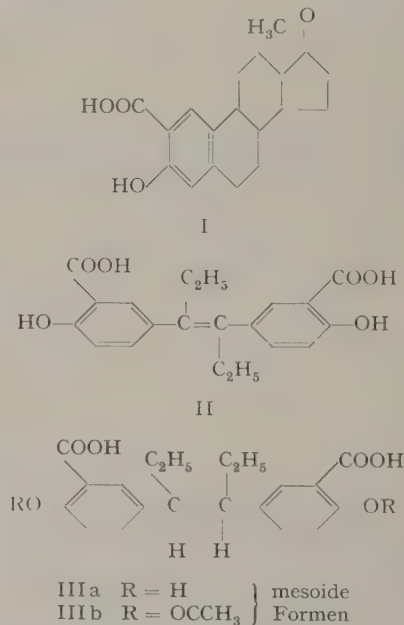
In the past years the 7-bromo-cholesteryl esters were obtained indirectly by using *N*-bromosuccinimide.

It has now become possible to obtain directly from cholesteryl esters in carbon tetrachloride the corresponding 7-bromo-compounds by a simple method using bromine and light, with a yield of 60% of the theoretical amount, while with the dark reaction the dibromcholesterol known for about 60 years is produced.

Über Carbonsäuren von natürlichen und körperfremden Östrogenen

Bei unseren Versuchen, wasserlösliche Derivate der Östrogene herzustellen, haben wir auch vor längerer Zeit untersucht, ob die biologische Wirksamkeit durch die Einführung der Carboxylgruppe in natürliche oder synthetische Östrogene beeinflußt wird.

Es wurden die folgenden Verbindungen dargestellt:



Die Carboxylierung gelingt leicht und in teilweise guter Ausbeute durch die Anwendung der vor längerer Zeit beschriebenen Methode von S. MARASSE¹. Die Konstitution der aus Diäthylstilböstrol und Hexöstrol

¹ Friedl. Fortschritte Teerfarbenfabr. 3, 821 (1893); 4, 152 (1894–97).

dargestellten Verbindungen ist eindeutig; die zwei Carboxylgruppen sind in Orthostellung zum phenolischen Hydroxyl in das Molekül eingetreten. Beim Östron hingegen wäre noch eine zweite Formel möglich. Wir halten aber die obenstehende für wahrscheinlich, weil nach umfassenden Versuchen an Modellspezialitäten die Carboxylgruppe nur dann zwischen phenolisches Hydroxyl und C-haltigen Rest eintritt, wenn keine andere freie Orthostellung zur Verfügung steht.

Die Prüfung auf östrogene Wirksamkeit bei Ratten verlief bei den Carbonsäuren II und III bis zu Dosen von 100 μ g, bei I sogar bis 150 μ g negativ.

Wegen des nahen Zusammenhanges mit der Salizylsäure wurden auch einige bakteriologische Prüfungen vorgenommen. Die Hemmung auf die Säurebildung aus Glukose wurde nach der Methode von A. FLEMING¹ an a) *B. Shiga Kruse disenteriae*, b) *B. Coli* und c) *Staphylococcus Oxford* untersucht. II und III zeigten erst in 10⁻²molarer Konzentration an a und b Hemmung. Auch von Salizylsäure ist die gleiche Konzentration nötig. Gegen c sind sowohl II als auch III und Salizylsäure bis zu Konzentrationen von 10⁻² nicht wirksam.

Auch konnte in keinem einzigen Fall eine nennenswerte bakteriostatische Wirksamkeit festgestellt werden.

Experimenteller Teil

Dicarbonsäure des Hexöströls

6,0 g Hexöströl wurden mit 30 g wasserfreiem Kaliumcarbonat innig vermischt, in den Autoklaven eingebracht, 40 atü CO₂ kalt aufgepreßt und 12 Stunden auf 260° erhitzt. Zur Aufarbeitung löste man das Reaktionsprodukt in Wasser, filtrierte unverändertes Hexöströl (ca. 2 g) ab und ätherte einmal aus. Die wässrige Lösung wurde mit Salzsäure angesäuert und mit Äther extrahiert. Nach Verdampfen des Äthers wurden 5,0 g (d. i. 63% d. Th.) Hexöströldicarbonsäure vom Äquivalentgewicht 184 (ber.: 179) erhalten.

Durch Umlösen aus Eisessig wurde die Säure in Form feiner Nadeln vom Schmelzpunkt 283–285° erhalten. Die Säure gibt mit Eisenchlorid in alkoholischer Lösung Blaufärbung.

Acetylierung

0,50 g rohe Hexöströldicarbonsäure wurden mit 13 cm³ Essigsäureanhydrid und 0,9 cm³ Phosphorsäure erhitzt, bis – nach kurzer Zeit – klare Lösung eintrat. Nach Stehen über Nacht, entsprechender Aufarbeitung und Umlösen der rohen Kristalle aus Alkohol wurden 0,28 g, d. i. 45% d. Th., Diacetat erhalten. Bei der Schmelzpunktsbestimmung im Apparat nach KOFLER beobachtet man im polarisierten Licht bei 240° Umwandlung der Kristalle in eine isotrope Form, die bis 350° nicht schmilzt.

Dicarbonsäure des Diäthylstilböstrols

2,5 g Diäthylstilböstrol wurden mit 25 g (10fache Menge!) Kaliumcarbonat und CO₂ unter Druck bei 200°, wie beim Hexöströl beschrieben, carboxyliert. Es resultierten 0,96 g rohe Dicarbonsäure, d. i. 27% d. Th.; Äquivalentgewicht 183 (ber.: 178).

Die Säure fiel bei mehreren Ansätzen amorph an. Versuche, sie unter Verwendung der verschiedensten Lösungsmittel kristallisiert zu erhalten, führten nicht zum Ziel. Diese Säure wurde daher über den Methylester gereinigt. Dabei wurden 0,16 g Ester, der aus der Rohsäure mit Diazomethan dargestellt worden war (Smp. 160–166°) mit 20 cm³ n/2 alkoholischer Kalilauge (ca. 10 Mol) bei Zimmertemperatur verseift. Die rohe Säure war kristallin und zeigte einen Schmelzpunkt (KOFLER) von 255–260° (SINTERN 245°). Nach Umkristallisieren aus Eisessig und Trocknen über Kalilauge bei 100° wurden 0,07 g reine Diäthylstilböstroldicarbonsäure vom Smp. 270–275° erhalten.

Carbonsäure des Östrons

0,148 g Östron wurden mit 1,4 g Kaliumcarbonat und CO₂ bei 230° 14 Stunden wie oben carboxyliert. Die in weißen Flocken ausfallende Säure wurde in einer Ausbeute von 0,053 g, d. i. 31% d. Th. erhalten.

Nach Umlösen aus Äther-Petroläther zeigte die Säure einen Schmp. von 245–250° (Zersp.). Äquivalentgewicht: 310 (ber.: 314).

¹ A. FLEMING, Brit. Med. J. 627 (1947).

Der mit Diazomethan in der üblichen Weise dargestellte Ester zeigte nach dem Umlösen aus Äther-Petroläther den Schmp. 171–173°.

F. WESSELY, K. BENEDIKT und H. BENDER

II. Chemisches Laboratorium und medizinisch-chemisches Institut der Universität Wien, den 28. April 1949.

Summary

Preparation of carboxylic acids derived from stilboestrol, hexoestrol, and oestrone is described. The acids have neither oestrogenic nor bacteriostatic properties.

Zur Frage der Leistungsspezifität abnormer Induktoren

Ich habe früher¹ eine Anzahl abnormer Gewebsinduktoren mit deutlicher leistungsspezifischer Wirkung auf die Gastrula des als Wirtstier verwendeten Molchs *Triton taeniatus* veröffentlicht. Seither habe ich versucht, durch sukzessive, auf verschiedenem Wege vorgenommene Weiterfraktionierung der Gewebe die Natur der in ihnen enthaltenen aktiven Faktoren zu analysieren. Besonders habe ich mich dabei dem Leber- und Nierengewebe vom Meerschweinchen zugewandt, die sich bei meinen früheren Versuchen als verschiedenartig leistungsspezifische Induktoren erwiesen haben.

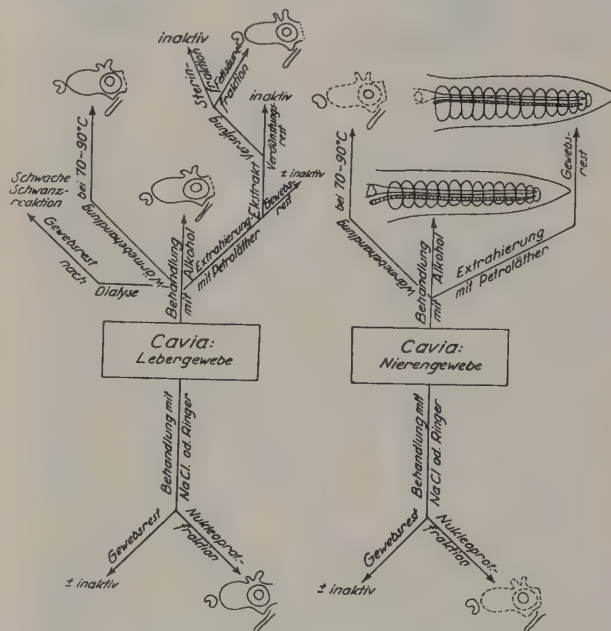


Abb. 1. Schematische Darstellung über die Induktionsleistungen der auf verschiedene Weise hergestellten Fraktionen von Leber und Niere des Meerschweinchens. Nähere Erklärung im Text.

Die Hauptpunkte meiner Befunde lassen sich in einem Schema zusammenfassen (Abb. 1). Aus diesem ist zu ersehen, daß mit Alkohol behandelte Meerschweinchenleber, mein typisch archenzephaler² Induktor, bei Extraktion mit Petroläther seine Aktivität mehr oder minder einbüßt und danach nur noch ausnahms-

¹ S. TOIVONEN, Ann. Zool. Soc. «Vanamo» 6, 5 (1938); Ann. Acad. Sci. Fenn., Ser. A, 55, 6 (1940).

² F. E. LEHMANN, Einführung in die physiologische Embryologie (Basel 1945).

weise zu schwach archenzephalen Induktionen befähigt ist – das Gewebe hat danach in einigen Fällen auch eine schwache spinale Reaktion (z. B. Flossensaum) hervorgerufen. Diese Wandlung kann nicht anders gedeutet werden, als daß der Hauptteil der aktiven Faktoren, die ursprünglich den Anlaß zur archenzephalen Reaktion gaben, in den Petroläther übergegangen ist. Der Verdunstungsrückstand des Petrolätherausguges, als solcher implantiert, hat sich indessen als völlig inaktiv erwiesen. Dies möchte ich so erklären, daß die freie Diffusion der im Verdunstungsrückstand enthaltenen aktiven Stoffe aus dem Implantat durch die übrigen Bestandteile, die fettartigen Substanzen, verhindert wird. Die nach vorgenommener Verseifung gewonnene Sterinfraaktion erwies sich als inaktiv, während die Fettsäurefraktion wieder eine archenzephalen Leistung zeigte und zur Hauptsache dem Bereich dieser Region zugehörnde Sinnesorgane (Nasen, Balancer, Augen, isolierte Linsen) und auch eigentliche Gehirnteile induzierte.

Wärmebehandlung des alkoholbehandelten Gewebes in Holtfreter-Ringer-Lösung bei 70–90° C beeinträchtigt die Leistungsintensität des Induktors, doch vermag das Gewebe weiterhin archenzephalen Sinnesorgane und ebenso nach kürzerer Wärmebehandlung Gehirnteile zu induzieren.

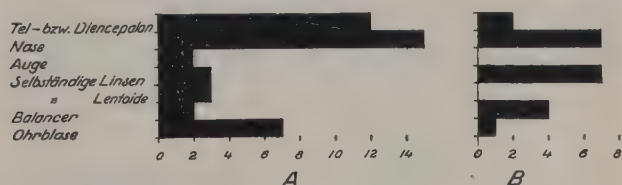


Abb. 2. Induktionsleistungen von Nukleoproteidfractionen aus dem Lebergewebe (A) und dem Nierengewebe (B) des Meerschweinchens. Unten: die Anzahl der positiven Fälle.

Das Gewebe büßt bei Dialyse (in Dialyseröhren in fließendem Leistungswasser) sein archenzephalcs Induktionsvermögen ein und induziert hiernach schwach spinal (das diesbezügliche Material ist allerdings beschränkt).

Aus einem frischen, mit Seesand zerriebenen Gewebe verschwindet die Induktionswirkung bei Durchschütteln in Holtfreter-Ringer- oder 1-n-NaCl-Lösung so gut wie vollständig. Das aus der Lösung mit Alkohol ausgefällte Koagulat, das offenbar u. a. die Nukleinstoffe enthält, induziert archenzephalen Gehirnteile und entsprechende Sinnesorgane.

Meerschweinchen, die nach Vorbehandlung mit Alkohol als typischer leistungsspezifischer spinaler¹ Induktor wirkt, induziert in der Regel mehr oder minder vollständige Schwänze, dazu meistens auch Rhombenzephalon mit Ohrblasen. Läßt man auf die Alkoholbehandlung eine Extraktion mit Petroläther folgen, so wird die Schwanzwirkung des Gewebes gesteigert. Diese Induktionsgebilde lassen jedoch gegenüber solchen, die von nur mit Alkohol behandelten Geweben hervorgerufen wurden, den Unterschied erkennen, daß die Neuralkomponente, jetzt deutlich zurücktritt (Rhombenzephalon nebst Ohrblasen nur selten, Neuralrohr schwach); dagegen weist die Mesodermkomponente in den Induktionen offenbar zunehmende Tendenz auf.

Alkoholbehandelte Meerschweinchen verliert ihre induzierende Wirkung, wenn man das Gewebe eine

halbe Stunde lang oder mehr bei 70–90° C in Holtfreter-Ringer-Lösung hält. Dagegen induziert sie jetzt archenzephalen Sinnesorgane bzw. deren Teile (Linsen) und nur im Ausnahmefall eigentliche Gehirnteile.

Bei gründlicher Durchschüttelung des fein zerriebenen Gewebes in Holtfreter-Ringer- oder 1-n-NaCl-Lösung wird dieses mehr oder minder inaktiv. Der aus dem Extrakt mit Alkohol gewonnene, wahrscheinlich die Nukleoproteine enthaltende Niederschlag induziert archenzephal, und zwar in erster Linie selbständige Linsen, Nasengruben und Balancer und nur ausnahmsweise eigentliche Gehirnteile.

Meine Auffassung ist nun auf Grund der oben dargestellten Versuchsergebnisse die, daß in der *Meerschweinchenleber* ein archenzephaler Induktionsstoff oder eine Substanzgruppe enthalten ist, zu deren Kennzeichen eine mehr oder minder große Wärmebeständigkeit, Löslichkeit in organischen Lösungsmitteln und (möglicherweise dank geringerer Molekülgröße) leichtere Dialysierbarkeit aus dem Gewebe gehören. Bei Fraktionierung geht das Agens in die Fettsäuren und Nukleoproteine enthaltende Fraktionen über. Daneben enthält das Lebergewebe als geringe «Verunreinigung» ein spinale Induktionsagens, dessen Wirkung schwach zum Vorschein kommt, wenn man das Gewebe gründlich mit Petroläther extrahiert oder einer Dialyse unterwirft und auf diese Weise das archenzephalcs Agens unterdrückt.

Das *Nierengewebe* des Meerschweinchens enthält dagegen einen spinal induzierenden aktiven Stoff oder eine Substanzgruppe, die thermolabil und in Petroläther unlöslich ist und auch nicht mit den Nukleoproteinen in die oben erwähnten Fraktionen übergeht. Außerdem ist in der Meerschweincheniere als «Verunreinigung» ein archenzephal wirkendes Induktionsagens vorhanden. Dieses letztgenannte bestimmt die Reaktionen des Wirtes dann, wenn zuerst das spinale Agens durch Wärmebehandlung oder Herstellung der Nukleoproteidfractionen entfernt worden ist. Dabei gerät das spinale Agens wahrscheinlich in die Salzlösung und läßt sich aus dieser nicht mit Alkohol koagulieren. Der experimentelle Nachweis des spinalen Agens in der Lösung bietet wegen seiner Thermolabilität Schwierigkeiten; deshalb kann es auch nicht zu einem Agar- oder Eialbuminpräparat verarbeitet werden.

Auf Grund dieser Befunde beharre ich auf meiner früheren Ansicht, wonach für Induktion mehrere qualitativ verschiedene Substanzen verantwortlich sind. Am deutlichsten sind in unseren Versuchen zwei Stoffe oder Stoffgruppen: das archenzephalcs und das spinale Induktionsagens. Beim Vergleich der Leistungen der verschiedenen Fraktionen von Meerschweinchenleber und -niere möchte ich neuerdings, im Gegensatz zu meiner früheren Anschauung, auch mit der Möglichkeit rechnen, daß der in der archenzephalen Induktionsleistung dieser beiden Gewebe hervortretende Unterschied – auch in der qualitativen Leistungsverchiedenheit – auf quantitativen Unterschieden ein und desselben archenzephalen Agens beruhen könnte: in der Leber reicht seine Menge wohl zum Induzieren eines vollständigen Archenzephalons mit Sinnesorganen aus, während das im Nierengewebe als kleinere Beimengung auftretende Archenzephalagens nur ausnahmsweise zum Hervorrufen eigentlicher Gehirnteile ausreicht und darum im allgemeinen nur für die Überschreitung des Schwellenwertes für die Induktion gewisser Sinnesorgane, meistens nur Nasengruben, Linsen und Balancer genügt.

SULO TOIVONEN

Zoologisches Laboratorium der Universität Helsinki, den 12. Mai 1949.

¹ F. E. LEHMANN, *Einführung in die physiologische Embryologie* (Basel 1945).

Summary

Implantation experiments in which heterogenous inductors are used show that at least two inductive substances or substance groups with specific action are included in those inductors: One, the archencephalic inductive agent, is thermostable, soluble in organic solvents, and passes over into the fractions with fatty acids and nucleoproteins; the other, the spinal inductive agent, is already destroyed at 70–90° C, is not soluble in organic solvents, and does not pass over into the fractions with fatty acids and nucleoproteins.

Die Bedeutung des Vorderhirns für das Verhalten von Eidechsen

Das Verhaltensinventar von normalen Eidechsen haben KRAMER¹ und besonders KITZLER² ausführlich beschrieben. Das Ziel der vorliegenden Untersuchung war, an diese Ergebnisse anknüpfend, die Bedeutung des Vorderhirns für das Verhalten durch operative Ausschaltung zu prüfen. Angaben darüber in der Literatur liegen von STEINER³ sowie von DIEBSCHLAG⁴ vor. Beide beinhalten aber relativ wenig Beobachtungen des Verhaltens in biologisch relevanten Situationen.

Die Tiere wurden in geräumigen, gut durchwärmten (Heizlampe) Terrarien gehalten. Die Operation bestand in einer osteoplastischen Eröffnung des Schädeldachs mit nachfolgender teilweiser oder gänzlicher Ausschaltung des Vorderhirns (Skalpell bzw. Thermokauter). Insgesamt 42 operierte und unter möglichst natürlichen Verhältnissen beobachtete Zauneidechsen (*Lacerta agilis*) wurden nach 4–32 Tagen getötet und die Gehirne mikroskopisch untersucht. Die dabei auftretenden Ausfallserscheinungen wurden nur dann gewertet, wenn sie gleich nach der Operation auftraten und über die ganze Beobachtungszeit unverändert anhielten, wenn man also annehmen konnte, daß es sich tatsächlich um spezifische Veränderungen handelte.

Ergebnisse. Gänzliche Ausschaltung des Vorderhirns (26 Tiere, davon 5 Tiere 32 Tage lang beobachtet) ohne Verletzung des Zwischenhirns schädigte sofort nach der Operation die Spontaneität schwer, wie es auch schon STEINER³ beschrieben hat (einseitige vollständige Abtragung des Vorderhirns [4 Tiere] hatte bis nach 32 Tagen keine merklichen Veränderungen zur Folge). Die Tiere verloren ihre Orientierung im bekannten Raum, suchten nicht mehr die gewohnten Verstecke, Sonnenplätze usw. auf, gruben sich nicht ein und liefen nicht vor der zugreifenden Hand weg, was mit den Beobachtungen von DIEBSCHLAG⁴ übereinstimmt. Bewegte Nahrung (kriechender Mehlwurm) wurde vereinzelt noch fixiert, aber nicht gefressen. Wasser wurde nicht beachtet. Der Tonus war nicht eindeutig verändert, bald verstärkt, bald vermindert. Der Kopf wurde nicht mehr, wie normal, erhoben getragen, sondern die Kehle streifte auch während des Laufens den Boden. HACKER⁵ fand die gleiche Erscheinung nach Ausfall des Kleinhirns.

Die Atmung war viel regelmäßiger als beim normalen Tier, das kurze «Schnaufen» beim Weglaufen erhalten,

ebenso Gähnen. Lokomotion trat, mit einigen Ausnahmen, nur nach Reizung (Kneifen, Stechen usw.) des Tieres auf. Das Laufen war verlangsamt, normal koordiniert und vor allem eckig, «hampelmannartig» und bald ermüdbar. Die sehnige Gespanntheit normaler Tiere war völlig verschwunden. Die Eidechsen sprangen jedoch noch überraschend viel. Operierte Tiere schwammen nur mehr schlängelnd mit nach hinten gestreckten Vorderextremitäten (vielleicht homologe Bewegung zur Schwimmweise der Urodelen als «phylogenetischer Rückfall»).

Fremdreflexe waren als «Fluchtreflexe» der Extremitäten sowie Wegdrehen des Kopfes von einer in die Nähe gehaltenen heißen Nadel nachweisbar. Beachtenswert ist dabei, daß beide Bewegungen in fünf Fällen in rhythmischem Hin- und Herbewegen ausgeführt wurden. Berühren der Flanken oder seitlichen Thoraxwand hatte Krümmen von der Reizquelle weg, in 30 % nach der Reizquelle hin zur Folge. Alle diese Reflexe zeigt das intakte Tier nicht, da derartige Reize immer nur Flucht auslösen.

Nach ausschließlicher Zerstörung der dorsalen Vorderhirnanteile (12 Tiere, davon 9 Tiere bis zum 32. Tag nach der Operation beobachtet) wurde der Schwanz selbst bei intensiveren Reizen nicht mehr abgeworfen. Es handelt sich hier zweifellos um die Ausschaltung der von SLOTOPOLSKY¹ vermuteten «zerebralen Komponente» beim Autonomieakt. Ferner hatten – wie manchmal auch normale, aber unterkühlte Eidechsen – regelmäßig einen Greifschwanz, d. h. bei Berührung ringelte sich der Schwanz nach der Seite der Reizeinwirkung (um Finger oder Stäbchen usw.). Auch dies läßt an Homologie zum Greifschwanz von Urodelen denken. Bei zwei Eidechsen trat als Enthemmungserscheinung ein irreversibles Dauer-Rippenspreizen (Sonnenbadstellung) auf. Labyrinth-, Hals- und Stellreflexe sowie der Umdrehreflex waren nach Vorderhirnabtragung verstärkt bzw. weniger ermüdbar. Daraus läßt sich der Schluß ziehen, daß das Vorderhirn besonders dessen dorsale Teile, die extrapyramidale Motorik hemmt.

Die Nahrungsaufnahme war erheblich gestört. Zuschlappen, Käuen und Schlucken war nicht sinnvoll koordiniert, so daß es regelmäßig zu Leerläufen der genannten Bewegungen kam. Die Vertauschung einzelner Handlungselemente erinnerte stark an Apraxien. Trinken war unmöglich, da die Tiere das Wasser offenbar nicht mehr als solches erkannten. Wassertropfen wurden aber von der Schnauzenspitze abgeleckt. Die Tiere mußten zwangsweise ernährt werden, wobei öfters Schluckstörungen auftraten.

Die von KRAMER² erstmals beschriebene soziale Reaktion des «Tretelns» (d. i. «Demutsgebärde») war bei 75 % der Tiere verstärkt, auch wenn sie sich einem schwächeren Artgenossen gegenüber sahen. Imponieren wurde auch bei kräftigen Männchen nicht mehr beobachtet. Das Drohen (Aufrichten des Körpers und Maulaufreißen – defensives Beißen nach KITZLER²) war hingegen besonders leicht auslösbar. Treteln und Drohen werden offenbar durch das Vorderhirn unter Hemmung gehalten.

Es ist beabsichtigt, diese Ergebnisse durch elektrische Reizungen weiter auszubauen.

H. PRECHTL

Physiologisches Institut der Universität Wien, den 17. April 1949.

¹ G. KRAMER, Morphol. Ökol. d. Tiere 32 (1937).
² G. KITZLER, Z. Tierpsychol. 4, 353 (1941).
³ Js. STEINER, Sitzungsber. Königl. preuß. Akad. Wissensch. zu Berlin XXXII, 539 (1886).
⁴ E. DIEBSCHLAG, Zool. Anz. 124, 30 (1938).
⁵ A. HACKER, Z. vergl. Physiol. 15, 679 (1931).

¹ B. SLOTOPOLSKY, Z. vergl. Physiol. 9, 82 (1929).
² G. KRAMER, Morphol. Ökol. d. Tiere 32 (1937).
³ G. KITZLER, Z. Tierpsychol. 4, 353 (1941).

Summary

Ablation of the whole forebrain in lizards caused considerable impairment of all kinds of spontaneous activity. Postural (extrapyramidal) and skin reflexes were augmented, evidently because they were freed from central inhibition. The running movements were noticeably stiff and angular; when swimming, the animal's body undulated much more than normally, calling to mind the swimming movements of urodeles. After the elimination of the dorsal part of the forebrain, it was no longer possible to elicit the autotomy of the tail. Some social reactions, such as defensive threatening and the expression of inferiority (*Treteln*), were reinforced. The behaviour patterns of feeding and drinking showed a peculiar disintegration.

Über die Mondillusion

Die Tatsache, daß der Mond am Horizont größer erscheint als im Zenit, ist so auffallend, daß sie schon im Altertum beschrieben wurde. Eine photographische Daueraufnahme zeigt jedoch, daß sich das objektive Bild des Mondes mit der Höhe nicht ändert. Es muß daher auch das Bild des Mondes auf der Retina konstant bleiben. Trotzdem wird die Größe des Mondes am Horizont meist etwa zwei-, ja manchmal dreimal größer angegeben als seine Größe im Zenit.

Eine Lösung dieses rein psychologischen Problems scheint trotz des großen Interesses der Astronomen noch nicht gefunden worden zu sein. Dafür zeugt die lange Reihe hervorragender Gelehrter, die sich damit befaßt haben: ARISTOTELES, PTOLEMÄOS, REGIOMONTANUS, KEPLER, DESCARTES, HUYGHEUS, BIOT, EULER, HELMHOLTZ, LAMBERT, GAUSS, BESSEL und V. HUMBOLDT. Die Geschichte der bisherigen Forschung wurde von E. CLAPARÈDE¹ und E. REIMAN² beschrieben. Die heute vorliegenden Erklärungsversuche wurden von BORING³ dargestellt.

Nach HOLWAY und BORING⁴ lassen sich im wesentlichen sechs Theorien unterscheiden. Nach der Objekt-kontrasttheorie soll am Horizont der Vergleich des Mondes mit den auf der Erdoberfläche befindlichen Gegenständen seine scheinbare Vergrößerung bewirken. Die Entfernungstheorie geht davon aus, daß das Himmelsgewölbe am Horizont entfernter erscheint als im Zenit. Da jedoch der Sehwinkel des Mondes konstant bleibt, so bewirkt die Projektion auf weitere Entfernungen seine scheinbare Vergrößerung. Eine dritte Erklärung basiert auf den Intensitätsunterschieden am Horizont und Zenit. Zwei weitere Theorien gehen davon aus, daß beim Heben der Augen die Stellung der Augenachsen verändert wird. Die dazu nötigen Spannungen in den Augenmuskeln würden dann die optische Täuschung bewirken. Neben diesen physikalischen und psychologischen Theorien gibt es auch eine rein psychologische Theorie, nach welcher das Heben der Augen ein inhibitionsartiges Schrumpfen des Sehfeldes ergeben soll.

Eine experimentelle Überprüfung dieser Theorien zeigte, daß sich damit höchstens 10–20%ige Schwankungen der scheinbaren Mondgröße erklären lassen.

¹ E. CLAPARÈDE, *L'agrandissement et la proximité apparente de la lune à l'horizon*, Arch. Psychol. 5, 121 (1905).

² E. REIMAN, Z. Psychol. 30, 1, 161 (1902).

³ E. G. BORING, Amer. J. Physics 11, 55 (1943).

⁴ A. H. HOLWAY und E. G. BORING, Amer. J. Psychol. 53, 537 (1940).

Es gibt jedoch eine Erscheinung, bei der bedeutend größere Schwankungen der scheinbaren Größe eines Gegenstandes auftreten können, nämlich beim Phänomen der sog. Sehgrößenkonstanz. In Abb. 1 ist das Bild eines Korridors mit konstanter Breite dargestellt. Der Zylinder im Vordergrund wurde so aufgestellt, daß sein Abstand von der linken Wand ebenso groß erschien wie der Abstand der beiden Türen am Ende des Korridors. Der Abstand des Zylinders von der linken Wand



Abb. 1. Die beobachtete Breite eines Korridors nimmt mit der Entfernung langsamer ab, als es der Größe des Retinabildes entspricht. Man kann dies zeigen, indem man den Zylinder so aufstellt, daß sein Abstand von der linken Wand gleich groß erscheint, wie der Abstand der beiden gegenüberliegenden Türen am Ende des Korridors. Daraus läßt sich die subjektive und aus der Länge des Korridors die objektive Verringerung der Korridorbreite bestimmen.

dividiert durch die Korridorbreite gibt daher die scheinbare Schrumpfung der Korridorbreite mit der Entfernung an. In einem gegebenen Falle ergab sich für die *gesehene* Schrumpfung 1:2,3, während sich das Bild auf der Retina gleichzeitig wie 1:7 hat verkleinern müssen, da der Abstand des Beobachters von den Türen siebenmal größer war als von dem Zylinder.

Daraus ist zu ersehen, daß die scheinbare Größe der Gegenstände mit der Entfernung bedeutend langsamer abnimmt als das Bild auf der Retina. Oft wird sogar die scheinbare Größe auf bedeutende Strecken konstant gehalten, besonders im freien Felde. Dieser Zusammenhang ist in der Abb. 2 schematisch dargestellt: BB bedeutet die Entfernung, bei der die Sehgrößenkonstanz aufhört und bei welcher die Größe des Retinabildes zur Geltung zu kommen beginnt. Der Übergang ist sehr ver-

schwommen und wird durch eine große Zahl von Faktoren beeinflusst¹. Diese Erscheinung war im 17. Jahrhundert gut bekannt, als die Gartenkultur auf einem Höhepunkt stand. Es zeigt sich, daß z. B. die Breite einer Allee nicht konstant gehalten werden kann, wenn sie ihrer ganzen Länge nach gleich breit erscheinen soll, da die Sehgrößenkonstanz nicht der ganzen Länge nach erhalten bleibt.

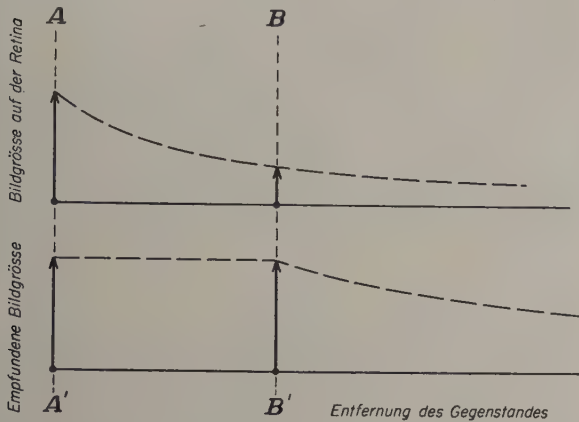


Abb. 2. Die obere Zeichnung zeigt, wie sich die Größe des Retinabildes vermindert, wenn die Entfernung zwischen Gegenstand und Beobachter zunimmt. Die untere Zeichnung zeigt demgegenüber schematisch, daß die *scheinbare* Größe des Gegenstandes bis zu einer gewissen Entfernung konstant bleibt, um erst später subjektiv abzunehmen.

Das Phänomen der Sehgrößenkonstanz kommt wahrscheinlich dadurch zustande, daß sich der Mensch hauptsächlich in der horizontalen Ebene bewegt und so Gelegenheit hat, ein und denselben Gegenstand aus verschiedenen Entfernungen zu beobachten. Da die physikalische Größe des Gegenstandes konstant bleibt, ist es nicht verwunderlich, daß das sich dauernd verändernde Retinabild durch die Gehirntätigkeit korrigiert wird.

Aus dieser Auffassung folgt, daß in der *vertikalen* Richtung die Erscheinungen der Sehgrößenkonstanz ausbleiben und die empfundene Bildgröße nun ungefähr mit der Größe des Retinabildes abnimmt. Diese Annahme konnte experimentell bestätigt werden. In einer großen verdunkelten Halle zeigte es sich, daß eine sich nach oben entfernende beleuchtete Scheibe sich sehr viel rascher verkleinert, als wenn sie sich in der horizontalen Ebene entfernt.

Auf dieser Grundlage läßt sich nun eine Sehgrößenkonstanztheorie der Mondillusion entwickeln. Danach scheint der Mond am Horizont deshalb größer, weil dort das Phänomen der Sehgrößenkonstanz bedeutend stärker zur Geltung kommt als in der Richtung nach oben.

Beobachtet man den Gegenstand durch eine lange Röhre, so verschwindet bekanntlich die Sehgrößenkonstanz. Entsprechend sollte sich der am Horizont befindliche Mond subjektiv verkleinern, wenn er durch eine Röhre beobachtet wird. Im Zenit behält er jedoch seine Größe, da er nicht durch die Sehgrößenkonstanz vergrößert ist. Diese Überlegungen ließen sich durch das Experiment bestätigen.

¹ E. G. BORING, *Sensation and perception in the history of experimental psychology*, (Appleton-Century, 1942) S. 254, 262, 288, 308. – K. KOFFKA, *Principles of gestalt psychology* (Harcourt Brace, 1935) S. 211.

Weitere Einzelheiten, welche für die Theorie sprechen, und ähnliche Illusionen im akustischen und Tasträume sollen im «American Journal of Psychology» beschrieben werden.

GEORG V. BÉKÉSY

Psycho-Acoustic Laboratory, Harvard University, Cambridge, Mass., den 12. April 1949.

Summary

A new theory of the moon illusion based on visual size-constancy is advanced. It was possible to show that an object moving away from the observer in a horizontal plane remains constant in apparent size for a greater distance than an object moving in vertical plane. Therefore, the phenomenon of size-constancy holds for a shorter distance in the vertical than in the horizontal plane. This variation in the distance beyond which size-constancy breaks down accounts for the apparent change in the size of a distant object (e. g. the moon) between the horizontal and the vertical plane.

La teneur du noyau cellulaire en acide désoxyribonucléique à travers les organes, les individus et les espèces animales

Etude particulière des Mammifères

Le problème de la nature chimique des gènes a suscité, depuis longtemps, de nombreuses hypothèses mais, jusqu'à ces dernières années, on ne possédait que peu de faits positifs pour les appuyer. Dans le domaine de la biologie bactérienne, le phénomène des mutations «dirigées» décrit par AVERY d'une part, par BOIVIN, VENDRELY et collaborateurs d'autre part, enfin tout récemment par MANNINGER et NOGRADI¹, est venu étayer la conception selon laquelle chaque gène serait constitué par «une» macromolécule d'«un» acide désoxyribonucléique particulier. Expérimentant sur les êtres supérieurs, nous avons pu, récemment, apporter des faits nouveaux à l'appui de cette théorie². Grâce à des techniques particulières (préparation de suspensions pures de noyaux de différents tissus, numération de ces noyaux au moyen d'une cellule compte-globules et dosage de l'acide désoxyribonucléique dans les suspensions), nous avons pu déterminer la teneur *absolue* en acide désoxyribonucléique du noyau de chaque organe: foie, thymus, rein, pancréas, chez l'espèce Bœuf; nous avons également déterminé cette teneur dans le noyau du spermatozoïde chez la même espèce. Nous avons alors constaté que, d'une part, la teneur absolue en acide désoxyribonucléique des noyaux des cellules somatiques diploïdes est constante à travers tous les organes d'un même individu et les individus d'une même espèce, d'autre part, qu'elle est moitié moindre dans les noyaux des spermatozoïdes (haploïdes).

En juillet 1948, au cours du Colloque C.N.R.S.-Rockefeller de Paris³, le grand généticien anglais DARLINGTON

¹ En ce qui concerne la bibliographie de la question, voir par exemple le rapport récent de A. BOIVIN présenté à l'occasion du Centenaire de la Société de biologie, séance du 22 oct. 1948, C. R. Soc. Biol. 142, 1258 (1948).

² A. BOIVIN, R. VENDRELY et C. VENDRELY, C. R. Acad. Sci. 226, 1061 (1948). – R. VENDRELY et C. VENDRELY, Exper. 4, 434 (1948).

³ A. BOIVIN, R. VENDRELY et R. TULASNE, in: Colloque Rockefeller, C.N.R.S. sur les «Unités biologiques douées de continuité génétique» (Paris, juin 1948), sous presse.

nous a fait l'ingénieuse objection suivante: si l'on désigne par *D* la quantité d'acide désoxyribonucléique des noyaux haploïdes, étant donné que tout porte à penser que la duplication gène à gène des chromosomes précède la mitose durant la période de repos prémitotique, alors que rien d'analogue ne se produit pour la méiose, ce n'est pas 2 *D* que devraient renfermer les noyaux diploïdes, mais quelque chose entre 2 *D* et 4 *D*, 3 *D* par exemple, en moyenne. Pourtant l'expérience est formelle et donne 2 *D*. Comment expliquer la chose? Avec des cellules comme celles du foie, du thymus, du rein, du pancréas, etc., nous avons à faire à des éléments qui ne se diviseront plus, dont l'histoire mitotique est close. Pourquoi alors, dans une période de repos qui, à vrai dire, ne précède plus rien du tout, les chromosomes subiraient-ils encore une duplication gène à gène devenue sans objet? Nous pensons que cela laisse sans portée l'objection de DARLINGTON.

Considérant nos premiers résultats comme bien établis, nous nous sommes attaqués aux Mammifères en général, expérimentant sur des espèces de taille les plus diverses et de mode de vie les plus différents, à savoir: la Souris, le Lapin, le Cobaye, le Porc, le Chien, le Cheval, le Mouton, le Bœuf et l'Homme. Nous avons cherché, toutes les fois que cela nous a été possible, d'une part à confirmer la constance de la teneur du noyau en acide désoxyribonucléique chez les diverses cellules somatiques d'un même individu, d'autre part à retrouver la même constance chez des individus différents d'une même espèce; enfin nous nous sommes efforcés d'établir, pour chaque espèce animale, la valeur caractéristique du noyau diploïde, afin d'en tirer, si possible, quelques conclusions générales sur le groupe des Mammifères considéré dans son ensemble.

Nous ne reviendrons pas en détail sur les techniques utilisées tant pour la préparation des suspensions des noyaux isolés que pour leur numération et la détermination de la teneur absolue en acide désoxyribonucléique par noyau, ces problèmes ayant été exposés en

détail dans une note précédente¹. Nous ajouterons simplement qu'en ce qui concerne l'isolement des noyaux et la préparation de suspensions pures, nous avons souvent dû, en généralisant l'emploi de notre technique, apporter quelques modifications de détail aux conditions de centrifugation, en particulier recourir à des vitesses plus réduites, de l'ordre de 1000 à 1500 tours/minute seulement.

Nous rapportons, dans le tableau I, les différents résultats obtenus à partir de noyaux d'individus différents et de divers organes. Ils ont été établis, le plus souvent, en recourant à la technique colorimétrique de DISCHE pour le dosage de l'acide désoxyribonucléique. Dans la plupart des cas, ces résultats ont été recoupés par les méthodes de dosage faisant appel à la détermination des purines (SCHNEIDER modifié et SCHMIDT et THANNHAUSER modifié). L'accord entre les diverses méthodes a été en général satisfaisant, sauf dans quelques cas; nous nous proposons de revenir sur cette question dans une note ultérieure.

De ces résultats, il apparaît assez nettement que le noyau a une teneur constante en acide désoxyribonucléique à travers les divers organes (Bœuf, Porc, Chien, Souris) et chez les divers individus dans une même espèce (Bœuf, Chien, Homme, Mouton). A titre comparatif nous ajoutons, à ces valeurs obtenues sur les Mammifères, quelques valeurs relatives à un Oiseau, le Canard, et à un Poisson, la Carpe. Ils ont déjà leur intérêt, car on relève la même constance en acide désoxyribonucléique à travers les organes et les individus. A noter aussi que les noyaux d'érythrocytes d'Oiseau, bien qu'ils appartiennent à des cellules étroitement spécialisées, véritables sacs bourrés d'hémoglobine, dont le cytoplasme est considérablement simplifié et le noyau assez petit, n'en contiennent pas moins la même teneur en acide désoxyribonucléique que les noyaux des

¹ R. VENDRELY et C. VENDRELY, *Exper.* 4, 434 (1948).

Tableau I
Teneur en acide désoxyribonucléique (exprimée en γ) des noyaux des divers organes chez diverses espèces animales (essentiellement mammifères)

Espèces étudiées	Bœuf				Porc		Cobaye	Chien			Homme		
Origine du matériel	plusieurs animaux (résultat moyen)				même animal		2 ani- maux	même animal			enfant	adulte	enfant
Organes	Foie	Thy- mus	Rein	Pan- créas	Foie	Rein	Foie	Foie	Foie	Rein	Foie	Foie	Foie
Acide désoxyribonucléique	6,4· 10 ⁻⁶	6,6· 10 ⁻⁶	6,0· 10 ⁻⁶	6,9· 10 ⁻⁶	5,0· 10 ⁻⁶	5,2· 10 ⁻⁶	5,9· 10 ⁻⁶	5,5· 10 ⁻⁶	5,0· 10 ⁻⁶	5,3· 10 ⁻⁶	6,3· 10 ⁻⁶	5,9· 10 ⁻⁶	5,8· 10 ⁻⁶

Espèces étudiées	Lapin	Cheval	Mouton		Souris		Canard			Carpe	
Origine du matériel			animal N° 1	animal N° 2	groupe de 30 animaux		même animal			animal N° 1	animal N° 2
Organes	Foie	Foie	Foie	Foie	Rein	Foie	Foie	Erythrocytes	Foie	Foie	Foie
Acide désoxyribonucléique	5,3· 10 ⁻⁶	5,8· 10 ⁻⁶	6,1· 10 ⁻⁶	5,4· 10 ⁻⁶	5,0· 10 ⁻⁶	6,0· 10 ⁻⁶	2,1· 10 ⁻⁶	2,3· 10 ⁻⁶	2,1· 10 ⁻⁶	2,8· 10 ⁻⁶	3,2· 10 ⁻⁶

Tableau II
Teneur comparée (exprimée en γ) en acide désoxyribonucléique des noyaux diploïdes chez diverses espèces animales
(essentiellement mammifères)

Bœuf	Porc	Cobaye	Chien	Homme	Lapin	Cheval	Mouton	Souris	Canard	Carpe
6,4· 10 ⁻⁶	5,1· 10 ⁻⁶	5,9· 10 ⁻⁶	5,3· 10 ⁻⁶	6,0· 10 ⁻⁶	5,3· 10 ⁻⁶	5,8· 10 ⁻⁶	5,7· 10 ⁻⁶	5,0· 10 ⁻⁶	2,2· 10 ⁻⁶	3,0· 10 ⁻⁶

cellules somatiques beaucoup plus complexes du tissu hépatique.

Nous avons rassemblé, dans le tableau II, les diverses espèces de Vertébrés déjà étudiées, Mammifères essentiellement, en faisant figurer en regard le chiffre considéré comme caractéristique du noyau somatique de chacune d'elles¹.

Bien qu'il s'agisse encore de résultats fragmentaires, ils ne laissent pas cependant de présenter un réel intérêt: il semble que, dans le groupe des Mammifères, toutes les espèces étudiées présentent sensiblement la même teneur en acide désoxyribonucléique de leur noyau. Cela signifierait-il la présence, à travers tout ce grand groupe, si homogène au fond par son organisation générale, malgré des différences de taille énormes et des différences non moins grandes dans le mode de vie, d'un même équipement fondamental en gènes, ne subissant, d'espèce à espèce, que des variations de détail? Nous serions fort enclins à le penser. Ajoutons, pour terminer, que nous pouvons déjà noter, en attendant plus ample confirmation, que lorsqu'on s'adresse à d'autres Vertébrés que les Mammifères, la valeur obtenue paraît s'écarter assez notablement du chiffre moyen caractéristique du premier groupe.

La signification des résultats chimiques que nous présentons, s'éclaire d'une façon remarquable, si l'on vient à les rapprocher des notions déjà établies par les généticiens. D'après un mémoire de MATTHEY, paru dans ce même Journal², la longueur totale des chromosomes, mis bout à bout, serait constante dans la plupart des grands groupes d'animaux. *Si l'on admet alors que les gènes désoxyribonucléiques s'alignent les uns à côté des autres le long des chromosomes, en séries linéaires, la longueur totale constante des chromosomes équivaudrait à une quantité donnée, elle aussi constante, d'acide désoxyribonucléique, chez tous les individus d'un même grand groupe.* Les résultats chimiques, que nous apportons dans cette note, semblent parfaitement plaider en faveur de cette conception.

R. VENDRELY et C. VENDRELY

Laboratoire de biologie bactérienne du Centre national de la recherche scientifique, Strasbourg, le 6 avril 1949.

Summary

The authors have continued their research work on the absolute amount of desoxyribonucleic acid in the cellular nucleus. A number of results are reported, concerning mainly the mammals. They point out that

¹ Les valeurs que nous donnons ne représentent, bien entendu, qu'une première approximation, susceptible d'être un peu modifiée par la suite, lorsque les expériences auront été suffisamment répétées. Nous ne prétendons pas non plus établir, en nous basant sur ces chiffres, un classement des diverses espèces animales.

² R. MATTHEY, Exper. 1, 50, 78 (1945).

this amount is very similar in the different species. If desoxyribonucleic acid is really the essential constituent of the gene, this would mean that all mammals have approximatively the same genetic equipment.

Fractions protidiques du plasma et réaction au thymol

La réaction au thymol de MACLAGAN¹ a rapidement suscité un vif intérêt en clinique et l'étude de son mécanisme a fait l'objet de plusieurs travaux dont les résultats sont discordants. Pour MACLAGAN² lui-même, ce sont les phospholipides et γ -globulines pathologiques qui entrent en réaction, alors que les fractions protidiques d'un sérum normal, obtenues par électrophorèse, ne donnent pas de trouble en présence de thymol. COHEN³ a trouvé que l'analyse électrophorétique de sérum pathologique additionné de thymol présentait une diminution de l'aire des β -globulines et que le précipité formé au cours de la réaction et remis en solution migrerait à la vitesse des β -globulines. Pour d'autres auteurs⁴ les lipides seuls interviennent dans la réaction, alors que KUNKEL⁵ fait intervenir aussi bien lipides et lipoprotéines migrant à la vitesse des β -globulines que γ -globulines. Enfin, MARTIN⁶ a pu négativer par adjonction de sérumbumines normales isolées à l'aide de l'électrophorèse les globulines donnant une réaction au thymol positive.

Nous avons pensé que le problème pouvait être repris en utilisant les fractions provenant d'un plasma humain normal, séparées selon la méthode de COHN⁷ qui permet d'obtenir des protéines non dénaturées. Les fractions I (fibrinogène), IV-4 (globulines α et β pratiquement délipidées) et V (albumines) ne réagissent pas en présence de thymol. Les globulines γ isolées à partir de la fraction II + III ne donnent aucun trouble avec le thymol, alors que la fraction complète contenant une β_1 -lipoprotéine donne une réaction très positive. La fraction IV-1 contenant surtout une α -globuline, dont la teneur en lipides est de 35 %, à côté d'un peu de β -globuline, réagit également positivement après adjonction de thymol. L'addition des fractions II + III et IV-1 suffit à positiver un sérum normal.

¹ N. F. MACLAGAN, Brit. J. Exp. Pathol. 25, 234 (1944).
² N. F. MACLAGAN et D. BUNN, Bioch. J. 41, 580 (1947); Brit. Med. J. 892 (1948).
³ P. P. COHEN et F. L. THOMPSON, J. Lab. & Clin. Med. 32, 475 (1947).
⁴ L. RECENT, E. CHARGAFF et F. M. HANGER, Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 60, 245 (1945).
⁵ H. G. KUNKEL et C. L. HOAGLAND, J. Clin. Invest. 26, 1060 (1947).
⁶ N. H. MARTIN, Nature 162, 145 (1948).
⁷ E. J. COHN, L. E. STRONG, W. L. JR. HUGHES, D. J. MULFORD, J. ASHWORTH, M. MELIN et H. L. TAYLOR, J. Amer. Chem. Soc. 68, 459 (1946).

Nous tirons de ces expériences les conclusions suivantes:

1° Certaines fractions protidiques d'un sérum normal sont susceptibles de donner une réaction au thymol positive (contrairement aux observations faites par MACLAGAN).

2° Les α - et β -globulines riches en lipides peuvent entrer en réaction.

G. MILHAUD

Laboratoire de la polyclinique médicale universitaire, Genève, Institut Pasteur, Paris, le 10 mai 1949.

Summary

The fractions of human plasma obtained by COHN's method (ethanol-water mixtures-low salt-low temperature) have allowed of establishing the following facts:—

(1) Certain proteinic fractions of a normal blood serum are able to give a positive thymol test (contrary to the observations made by MACLAGAN).

(2) The α - and β -globulins which are rich in lipids are also able to react positively with thymol.

The Speed of Consumption of Prothrombin and of Inactivation of Thrombin in Human Native Plasma

The effectiveness of the coagulation of blood is directly related to the speed and completeness of the formation of thrombin. Detecting the percentage of prothrombin still present in serum at different intervals of time, the prothrombin consumption test, recently introduced by QUICK¹, is a reliable index of the sufficiency of formation of thrombin. Theoretical aspects, technique and clinical and experimental applications of the test have been described in a previous paper² to which reference is made for full details. This communication will discuss briefly: (a) the speed and extent of consumption of prothrombin during and after coagulation; (b) the influence of the formation of active thrombin during the clotting process on the results of the test. Moreover, interesting information on the speed of inactivation of thrombin in human serum has been obtained in the course of this work and is also presented.

Unlike in blood, in plasma the end point of coagulation can be detected with accuracy³. Since it was essential to the reliability of the results of this study to determine exactly the completion of clotting, plasma was used in all experiments.

Experimental Techniques.—Needles, syringes, and centrifuge tubes were coated with silicone⁴. Syringes were chilled before use. Venous blood was drawn from normal subjects without addition of anticoagulants. The first ml was extracted in an ordinary syringe and discarded; the silicone-coated syringe was then substituted and the required volume of blood obtained. Blood was immediately transferred to centrifuge tubes kept on ice. The various samples of "native blood" were centrifuged at different speeds and different periods of time, to study the effect of these variations on the prothrombin consumption test. The plasma was then transferred to "Pyrex" tubes of the uniform internal diameter of 11 mm, kept in water bath at 37°C, and allowed to coagulate; in these experimental conditions it usually clotted from the air-plasma interface down-

wards, at a speed directly proportional to the number of platelets present. Coagulation was considered completed when the plasma appeared uniformly opaque. From this moment, the prothrombin left in serum and the residual thrombin activity were determined at regular intervals, as specified in the figures accompanying the article.

The prothrombin consumption of plasma was measured with the modification of the original method of QUICK¹ currently employed in this laboratory². The thrombin activity of serum was determined at regular intervals starting from the moment of completion of clotting, until it reached negligible values. The test was carried out in water bath at 37°C. The thrombin activity was expressed as the clotting time of a mixture of 0.1 ml of the serum under investigation and 0.2 ml of deprothrombinized plasma (as source of fibrinogen). It is obvious that the curve which expresses the various values obtained in function of time indicates the speed of inactivation of thrombin in human serum. "Thrombin neutralization curves" were calculated for plasmas obtained with centrifugation of varying duration and speed.

Results and discussion.—The direct relationship between the number of platelets and the speed of prothrombin consumption in native human plasma is indicated in Fig. 1. In samples of plasma obtained by

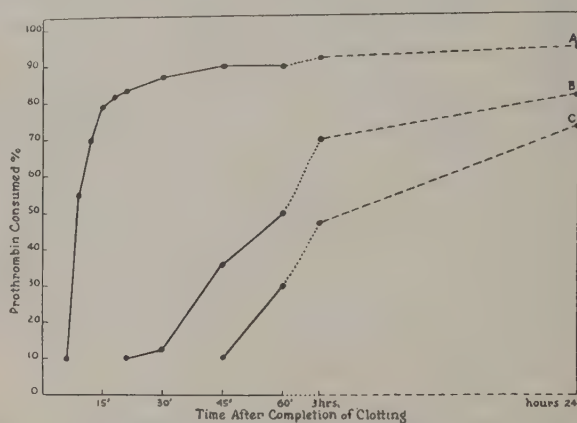


Fig. 1. — The influence of the number of platelets on the speed of the prothrombin consumption in native human plasma (average results of several experiments).

- A plasma containing 300,000 platelets per mm^3 (blood centrifuged at 800 r. p.m. for 5 minutes)
 B plasma containing 150,000 platelets per mm^3 (blood centrifuged at 2,000 r. p.m. for 5 minutes)
 C plasma containing 100,000 platelets per mm^3 (blood centrifuged at 2,000 r. p.m. for 10 minutes)

centrifugation at low speed for a limited period of time the final values of prothrombin consumption are reached very promptly, with a critical ascent between 8 and 14 minutes after the completion of clotting. When, on the other end, the number of platelets is reduced by centrifuging the native blood at higher speed for longer time, maximum values of prothrombin consumption are also reached, but only slowly and considerably later. Thus has been confirmed the observation of QUICK, SHANBERGE, and STEFANINI³ that the number of platelets influences more the speed than the final percentage of prothrombin consumed during the coagulation of plasma, which, after twenty-four hours, is essentially the same, independent of the number of platelets present. From a practical viewpoint, these

¹ A. J. QUICK, Amer. J. Med. Sci. 214, 272 (1947).

² M. STEFANINI, Policlinico (sez. prat.) 55, 1298 (1948).

³ M. STEFANINI, Minerva Medica 2, 528 (1948).

⁴ Methyl-chloro-silone (General Electric Dri Film 9987).

¹ A. J. QUICK, Amer. J. Med. Sci. 214, 272 (1947).

² M. STEFANINI, Policlinico (sez. prat.) 55, 1298 (1948). — A. J. QUICK, J. N. SHANBERGE, and M. STEFANINI, Amer. J. Med. Sci. 217, 198 (1949).

³ A. J. QUICK, J. N. SHANBERGE, and M. STEFANINI, Amer. J. Med. Sci. 217, 198 (1949).

results suggest that, in order to obtain correct information on the completeness of the conversion of prothrombin to thrombin as an indication of the effectiveness of the clotting mechanism, the prothrombin consumption should be determined thirty and sixty minutes after the completion of coagulation.

Fig. 2 shows the speed of neutralization in serum of thrombin formed during the coagulation of plasma. About 15 minutes after the completion of clotting, the thrombin activity of serum appears negligible. Speed

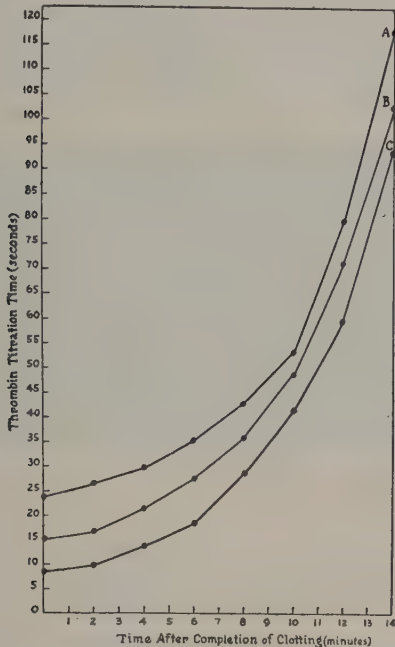


Fig. 2. – The rate of inactivation in serum of thrombin formed during the clotting of fresh human native plasma ("Thrombin inactivation curve"). (Average results of several experiments.)
 A plasma from blood centrifuged at 2,000 r. p.m. for 10 minutes
 B plasma from blood centrifuged at 2,000 r. p.m. for 5 minutes
 C plasma from blood centrifuged at 800 r. p.m. for 5 minutes

and duration of centrifugation of plasma do not influence remarkably the velocity of neutralization of thrombin ("thrombin neutralization curve"). It can be seen, however, that the concentration of thrombin which can be determined at the completion of clotting is lower when the plasma has been subjected to progressively higher and more prolonged centrifugation. An explanation of this result is probably that, with a lesser number of platelets, the activation of thromboplastinogen is incomplete and so subsequently will be the conversion of prothrombin to thrombin. Furthermore, it should not be forgotten that in relatively platelet-free plasma the coagulation process proceeds slowly and is completed in the upper part of the test tube much sooner than in the lower part. It is then clear that, when the clotting is considered complete (uniform opacity of the plasma), part of the thrombin formed has already been neutralized.

Findings not presented here for considerations of space indicate that, even during the period immediately following coagulation, the thrombin present influences very limitedly the results of the prothrombin consumption test. The results presented in Fig. 2 show that fifteen minutes after the completion of clotting the thrombin formed has been completely neutralized and,

from that time forward, will not influence the results of the test.

Preliminary experiments have indicated that the "thrombin neutralization curve" shows definite delay in patients with thrombotic tendency. This observation is particularly promising as no reliable diagnostic tests are available today for the diagnosis of states of hypercoagulability, but more work is required to determine whether significant and constant variations from the normal of the "thrombin neutralization curve" may be found in these pathological conditions. M. STEFANINI

Department of Biochemistry, Marquette University School of Medicine, Milwaukee, Wisc., March 25, 1949.

Zusammenfassung

Mit neuartigen Methoden wurde die Geschwindigkeit untersucht, mit der das Prothrombin verbraucht und das Thrombin nach Beendigung der Gerinnung frischen menschlichen Plasmas inaktiviert wird. Die Geschwindigkeit des «Prothrombinverbrauchs» hängt von der Zahl der vorhandenen Blutplättchen ab. Sie wächst kritisch bei optimaler Blutplättchenzahl zwischen der 8. und 14. Minute nach Beendigung der Gerinnung.

Die Inaktivierung des während der Gerinnung gebildeten Thrombins wird nur sehr wenig von den im Plasma verbliebenen Plättchen beeinflusst. Sie geht rasch in den ersten 15 Minuten nach Beendigung der Gerinnung vor sich. Bei krankhaften Zuständen zeigt die Thrombininaktivierungskurve Veränderungen, die vielleicht diagnostisch bei der thrombotischen Diathese nützlich sein könnten.

Die Resultate des Prothrombinverbrauchstests werden durch das restliche Thrombin des Serums nicht beeinflusst, wenn die Bestimmung 30 bis 60 Minuten nach Beendigung der Gerinnung vorgenommen wird.

Influence de la folliculine sur le métabolisme calcique du pigeon étudiée à l'aide du radiocalcium

Une série de recherches exécutées à l'aide du radio-calcium¹ chez le pigeon en repos sexuel, en activité ovarienne spontanée ou en activité provoquée nous a permis de confirmer ou d'établir les faits suivants:

1° L'excrétion du calcium injecté au pigeon en repos sexuel suit une courbe absolument régulière contrastant avec les écarts journaliers de l'élimination entéro-rénale du calcium total. La première ne dépend en effet que du métabolisme calcique tissulaire, tandis que la deuxième est soumise à des variations d'ordre alimentaire ou digestif.

2° L'excrétion du calcium total chez le pigeon soumis à la folliculine atteint un minimum au 17^e jour d'administration de l'hormone; par contre, celle-ci provoque la rétention maximum du radiocalcium injecté vers le 7^e jour. La folliculine exercerait donc sur la résorption intestinale du calcium une action indépendante de son influence sur le métabolisme tissulaire de ce dernier.

3° La cessation des injections de folliculine provoque une décharge calcique dans les excréments: celle-ci dépend d'un arrêt de la résorption intestinale autant que d'une

¹ Le radiocalcium nous a été fourni par la Commission américaine de l'énergie atomique.

élimination brutale du calcium accumulé dans les tissus mous et dans le squelette.

4° Pendant l'administration de folliculine, le radio-calcium injecté s'emmagine non seulement dans l'os médullaire néoformé, mais également dans la diaphyse ancienne par suite d'une accélération des échanges minéraux. Ce phénomène n'apparaît que dans les os susceptibles de devenir le siège d'une ossification endostale à l'exclusion absolue des autres, par exemple, l'humérus et le bréchet.

5° Au cours d'expériences antérieures réalisées à l'aide du radiophosphore, l'humérus accusait une accélération du remplacement du phosphore; nous n'avons pu observer ce fait pour le calcium. Le métabolisme de ce dernier est donc dissocié de celui du phosphore, quoique la plus grande partie de ces deux éléments appartienne à la même molécule.

6° L'injection de folliculine (0,25 mg par jour) au pigeon en activité sexuelle spontanée provoque apparemment les mêmes phénomènes que chez le pigeon au repos sexuel, ce qui indique une sécrétion physiologique d'hormone quantitativement bien inférieure à la dose administrée.

7° Chez le pigeon au repos sexuel, à la fin de l'expérience (23 jours) l'équilibre entre l'activité spécifique du sang et celle de l'os n'est pas encore atteint par suite de la lenteur des échanges calciques de ce dernier. Chez le pigeon soumis à la folliculine, cet équilibre s'établit en moins de 23 jours pour les os qui sont le siège d'ossification endostale.

8° La durée de vie biologique de l'atome de calcium atteint 78 jours chez les pigeons soumis constamment à l'action de la folliculine; elle est de 45 jours seulement chez les sujets au repos sexuel. L'interruption des injections de folliculine raccourcit cette durée par suite de la décharge de calcium faisant suite à la mise en réserve de celui-ci.

Le détail de nos résultats fera l'objet d'un mémoire qui sera publié ultérieurement.

J. MELON, J. GOVAERTS et M. J. DALLEMAGNE

Institut de minéralogie et de cristallographie, Laboratoire de physique nucléaire et Laboratoires de biochimie, Université de Liège, le 2 mai 1949.

Summary

Metabolic studies were performed in pigeons by using isotopically marked calcium (Ca^{45}) injected subcutaneously. 16 birds receiving a normal diet were divided into 5 series: (1) controls, (2) daily intramuscular administration of oestrogen, (3) temporary administration of oestrogen, (4) and (5) pigeons with spontaneous ovarian activity which had or had not received oestrogen. A detailed report of the findings and conclusions herein listed will be published elsewhere.

Calcium et action potentiatrice de quelques amines sympathicomimétiques sur la contraction du muscle strié non fatigué de mammifère

Etudiant l'action de l'adrénaline $1,10^{-6}$ sur une préparation neuro-musculaire isolée de mammifère, nous avons pu montrer avec G. L. BROWN que la fatigue n'est pas une condition nécessaire à la mise en évidence de l'action «potentiatrice» de cette amine sympathico-

mimétique¹. Cette propriété n'est pas particulière au diaphragme de rat, car nous avons pu la retrouver sur le tibial antérieur du chat stimulé par des chocs maximaux sur le nerf sciatique au rythme de 6 par minute: l'injection de $10 \mu\text{g}$ d'adrénaline lévogyre dans l'artère tibiale provoque une augmentation de la tension contractile du muscle de 2 à 15%. Il s'agit d'une action directe de l'adrénaline sur la fibre musculaire striée, car on peut reproduire le phénomène sur la préparation diaphragme-nerf phrénique du rat et sur le tibial de chat complètement curarisés, le muscle étant stimulé directement.

Dans une première note¹, nous avons signalé l'action empêchante du potassium du milieu sur l'effet potentiateur de l'adrénaline: si on double la teneur en potassium du tyrode dans lequel baigne la préparation neuro-musculaire de rat, l'augmentation du «twitch» maximal

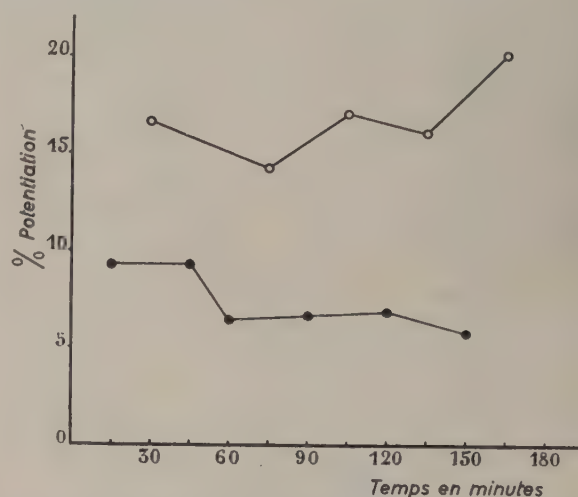


Fig. 1. – Pourcentage de potentiation du twitch maximal d'une préparation isolée diaphragme-nerf phrénique de rat, par l'adrénaline lévogyre $1,10^{-6}$. Le muscle est stimulé par son nerf, alternativement dans du tyrode sans K^+ (points noirs) et dans du tyrode sans K^+ , avec une teneur en CaCl_2 double de la normale (points blancs).

par l'adrénaline $1,10^{-6}$ est nulle ou médiocre: en liquide de tyrode normal, elle ne manque jamais et en tyrode sans potassium elle est beaucoup plus marquée. Si au contraire, maintenant constant le taux du potassium, nous faisons varier la teneur en calcium du bain, nous obtenons des résultats irréguliers ne correspondant pas à ce que nous pouvions attendre en fonction de la balance K/Ca . Notre première impression avait été que c'était la concentration absolue du milieu en ions K^+ qui influençait l'action de l'adrénaline. Les expériences qui sont rapportées ici montrent que le calcium favorise l'action de l'adrénaline sur le muscle strié dans de notables proportions.

Nous avons utilisé la préparation isolée diaphragme-nerf phrénique de rat² excitée par des chocs maximaux sur le nerf, toutes les 10 secondes. Le liquide du bain est du tyrode sans potassium, et nous enregistrons l'effet potentiateur de l'adrénaline lévogyre $1,10^{-6}$ pendant 5 minutes: ce tyrode contient 0,2 g % CaCl_2 anhydre. Après lavage, nous remplaçons le liquide qui baigne la préparation par du tyrode sans potassium contenant 0,4 g CaCl_2 au litre. L'opération est répétée plusieurs fois consécutivement. La figure 1 montre

¹ M. GOFFART et G. L. BROWN, C. R. Soc. Biol. 141, 958 (1947).

² E. BÜLBRING, Brit. J. Pharmacol. Chemoth. 1, 38 (1946).

qu'en absence de potassium, si on double la teneur en Ca^{++} , l'action potentiatrice de l'adrénaline est aussi doublée. Cette action favorisante du calcium sur l'effet de l'adrénaline est aussi vraie pour l'adrénochrome pur¹, la *l*-nor-adrénaline² (fig. 2) et la *N*-isopropyl-nor-adrénaline (aleudrine). Remarquons que cette dernière, surtout inhibitrice du muscle lisse³, se comporte sur le muscle strié comme l'adrénaline et la nor-adrénaline. Dans le tyrode sans potassium, l'adrénaline $1 \cdot 10^{-6}$ produit une potentiation de 5 à 10 %; le maximum d'action est atteint en moins de cinq minutes, après quoi la potentiation, un moment étale, décline progressivement. Au contraire dans le tyrode sans potassium, avec une dose de calcium double de la normale, l'action de l'adrénaline $1 \cdot 10^{-6}$ se prolonge pendant 15 à 20 minutes et le maximum de potentiation atteint 50 %. Après lavage,

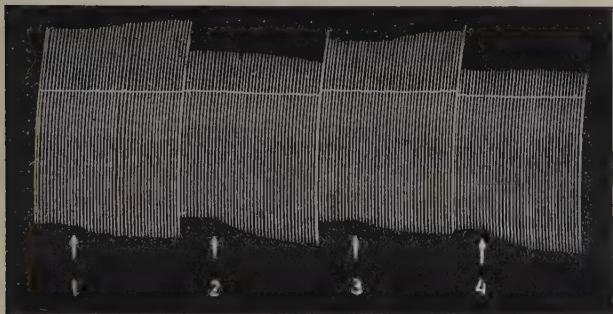


Fig. 2. — Potentiation du twitch maximal d'une préparation isolée diaphragme-nerf phrénique de rat par la nor-adrénaline lévogyre $1 \cdot 10^{-6}$. Contraction vers le bas. En 1 et 3, la nor-adrénaline est ajoutée au bain de tyrode sans K^+ où se contracte le muscle. En 2 et 4, la nor-adrénaline est ajoutée à du tyrode sans K^+ , la dose de CaCl_2 étant de $0.4 \text{ g } 0/100$.

la contraction rejoint lentement sa valeur initiale. On constate les mêmes faits avec la *l*-nor-adrénaline et l'isopropyl-nor-adrénaline. Un excès de calcium a donc un effet favorisant tant sur la durée que sur l'intensité de l'action de quelques amines sympathicomimétiques sur le muscle strié.

En résumé: L'action potentiatrice de l'adrénaline sur le «twitch» maximal du muscle non fatigué de mammifère se retrouve avec l'adrénochrome, la *l*-noradrénaline et l'isopropyl-noradrénaline. Cette action est favorisée par un excès d'ions calcium. Ces amines sympathicomimétiques, ou leurs dérivés, agissent sur la fibre musculaire striée elle-même, stimulée directement, après curarisation complète.

M. GOFFART

Institut Léon Fredericq, Service de physiologie, Liège, le 9 mai 1949.

Summary

l-Adrenaline, *l*-nor-adrenaline, isopropyl-nor-adrenaline and adrenochrome potentiate the maximal twitch of the unfatigued mammalian muscle. This phenomenon is increased by an excess of calcium ions in the surrounding fluid. These substances act directly on the muscle fibre, in a completely curarized preparation.

¹ M. GOFFART, C. R. Soc. Biol., (1949, sous presse).

² M. L. TAINTER, B. F. TULLAR et F. P. LUDUENA, Science 107, 39 (1948).

³ D. F. MARSH, M. H. PELLETIER et C. A. ROSS, J. Pharmacol. Exp. Therapy 92, 108 (1948).

DISPUTANDA

Diabetes Renalis in Diabete Mellito and the Sugar-proof Kidney¹

GERGELY denies that *Ag* is a variable value and a function of the blood sugar concentration.

It was not our intention to discuss the theory of *Ag* in all its details. This has been done in another place. We only pointed briefly to the essential facts about *Ag* and discussed whether these could be of use for the solution of a clinical problem. Neither could we go into detail concerning the theory of *Tmg* (SHANNON and FISHER)².

GERGELY's two errors are due to a false interpretation of the concepts of *Ag* and *Tmg*. He confuses *Ag* with the "threshold". *Ag* is actually not a fixed, but a variable value. Furthermore, GERGELY confuses *Tmg* with the quantity of re-adsorbed glucose (= *Rg*); the maximum of *Rg* is designated as *Tmg*. GERGELY's view that no glycosuria arises as long as *Tmg* is not reached is incorrect. All these questions are discussed extensively in LOVATT-EVANS, *textbook of physiology*³.

GERGELY's deductions are based on erroneous presuppositions. It is therefore not possible to discuss them in detail. When he—erroneously and arbitrarily—sets the constant value *Tmg* instead of the variable value *Rg* in the formula for *Ag*, then he must necessarily arrive at the false conclusion that *Ag* is a constant.

From the data of SHANNON and FISHER, GERGELY erroneously concludes that *Ag* is a constant value. That is to be explained as follows:—

(1) GERGELY takes into consideration only the second to fourth period of the experiment. In this *Tmg* is already reached; *Ag* is accordingly already constant.

(2) GERGELY overlooks the first period, in which glycosuria already exists but *Tmg* has not yet been reached. *Ag* then amounts to 127.6 mg %. *Ag* is not even a constant in this experiment as it increases from 127.6 to 240 mg %. The example is not at all well chosen as *Tmg* is already reached in the second period.

The footnotes to GERGELY's remarks are the least comprehensible to us. The author checked the data of H. W. SMITH⁴ and found that *Ag* varies from 189–330. Instead of conceding that our values fall within the same range, he unexpectedly calculates an average value of 289 mg % for *Ag*. (SMITH's values are not asserted, as he claims of ours, to be based on "technical errors".) GERGELY is then surprised to see that this number lies considerably higher than the average *Ag* value of the literature—180 mg %. There he again confuses *Ag* with the "threshold".

In summary we can say that GERGELY's remarks are founded on errors. We must reject them completely. On this occasion we call attention to an error which occurred in the formula for *Ag* and has only been discovered after publication⁵. The corrected formula reads:

$$Ag = -0.00121 Pg^3 + 1.3 Pg - 24$$

M. FÖLDI, G. SZABÓ, and S. ZSOLDOS

First Medical Clinic, University of Budapest, September 1, 1948.

¹ Reply to J. GERGELY's *Some remarks on the aglucosuric blood sugar concentration*, Exper. 4, 198 (1948), concerning our paper in Exper. 3, 329 (1947).

² I. A. SHANNON and S. FISHER, Amer. J. Physiol. 122, 765 (1938).

³ W. C. LOVATT-EVANS, *Principles of human physiology* (London; Churchill, 1945).

⁴ H. W. SMITH, *Lectures on the kidney* (Kansas, 1943).

⁵ Exper. 3, 330 (1947).

Nouveaux livres - Buchbesprechungen - Recensioni - Reviews

Reiseerinnerungen aus Deutschland

Von JAKOB BERZELIUS. XV+71 Seiten

(Verlag Chemie GmbH., Weinheim/Bergstraße, 1948)

Aus Anlaß des hundertsten Todestages von BERZELIUS, dem wir in Vol. IV, Fasc. 10, S. 409 (1948) eine kurze Notiz gewidmet haben, publizierte der obengenannte Verlag ein schmuckes Büchlein über die Reiseerinnerungen des großen schwedischen Chemikers, ausgewählt und übersetzt von Dr. GIBBERT KLINGEMANN, Lektor der deutschen Sprache an Stockholms Högskola und Handelshögskolan i Stockholm. Es kommen 7 Reisen von BERZELIUS nach Deutschland zur Sprache, die zwischen 1819 und 1845 ausgeführt wurden. Mit Vergnügen liest man die Schilderung der Tübinger Studenten mit ihren Bärten, ihren Tabakpfeifen, und ihrer Hutlosigkeit. Einem abfälligen Urteil über den Mesmerismus und die Magnetotherapie folgt die Beschreibung einer Kur in Karlsbad, wo BERZELIUS mit GOETHE zusammentraf und dessen Ansichten über den sog. Kammerbühl, einen erloschenen Vulkan, richtigstellte. 1828 war BERZELIUS u. a. auf der Wartburg, und 1830 reiste er durch den Harz, besuchte das große Gut Althaldensleben des Herrn NATHUSIUS und fuhr dann nach Hamburg zur deutschen Naturforscherversammlung, wo er mit LIEBIG zusammentraf, dessen romantische Auffassung der Naturwissenschaft ihm aber nicht sympathisch war. Man erfährt etwas über die schlechten Poststraßen in Preußen und erlebt mit BERZELIUS seine erste Eisenbahnfahrt 1845 von Berlin nach Leipzig. Wieder kommt eine Verurteilung, diesmal über die Naturphilosophie und ihren Vertreter SCHLEGEL. Bei einem zu seinen Ehren in Berlin veranstalteten Festmahl muß B. eine Rede halten und kann vor Aufregung nichts als etwas Mineralwasser genießen. Es ist ein lustiges Büchlein, in welchem der Mensch BERZELIUS uns nahetritt.

Der Titel ist insofern etwas irreführend, als BERZELIUS selbst nur auf zwei Fünfteln des Umfangs zu Worte kommt. Denn abgesehen von einem Porträt, den Titelblättern, einem Inhaltsverzeichnis, einer Einleitung und einem Nachwort sind am Schluß des Büchleins noch auf 30 Seiten die *Jugenderinnerungen eines*

Chemikers von FRIEDRICH WÖHLER, dem Lieblings-schüler von BERZELIUS abgedruckt, die seit ihrem Erscheinen 1875 in den Berichten der Deutschen chemischen Gesellschaft sowohl ihres Inhalts als ihres Stiles wegen bekannt und berühmt geworden sind und die ein anschauliches Bild von BERZELIUS' Leben und Wirken in Stockholm bieten.

F. FICHTER

The Permo-Triassic Formations

By R. L. SHERLOCK. 348 pp., 16 Figs.

(Hutchinson's Scientific and Technical Publications, London, 1948) (31s 6d)

R. L. SHERLOCK gibt in diesem Buche eine Übersicht über die Permotrias der ganzen Welt. Nach einer kurzen historischen Einleitung bespricht der Verfasser die Entstehung des Rotliegenden, Klima, Paläogeographie und Paläontologie der Permotrias. Dann folgt eine synoptische Darstellung der Stratigraphie verschiedener Gebiete. Sie zeigt die ganze Problematik, die einer Korrelation von Schichtreihen z. B. zweier Kontinente begegnet. Aus dieser Zusammenfassung ergibt sich ferner, wie fragwürdig oft die Abgrenzung des Perms ist, und zwar sowohl nach oben – gegen die Trias – wie nach unten – gegen das Karbon. Die markanteste Trennungslinie zwischen Paläozoikum und Mesozoikum geht zudem mitten durch das Perm. Da überdies die Bezeichnung Perm in der gegenwärtigen Anwendung sich mit dem ursprünglich von MURCHISON eingeführten Begriff nicht deckt, so schlägt der Verfasser vor, ihn überhaupt fallen zu lassen. Nach ihm gilt: "...all the strata, that have been called Permian may belong equally well to either the Carboniferous or the Triassic Systems." Das Buch schließt dementsprechend mit dem Vorschlag, das Unterrotliegende zum Karbon zu schlagen, das Oberrotliegende mitsamt dem Zechstein aber mit der Trias zu einem neuen System zu verbinden. Gegen diesen radikalen Vorschlag sprechen gewichtige Gründe und es erscheint fraglich, ob die von SHERLOCK vorgebrachten Argumente seinem Vorschlag zum Durchbruch zu verhelfen vermögen.

P. BEARTH

Informations - Informationen - Informazioni - Notes

STUDIORUM PROGRESSUS

The Multiplicity of Lipolytic Enzyme Systems

The question has long been discussed whether in extracts obtained from various organs of the vertebrates more than one lipolytic enzyme is present. No definite clue could be offered to this problem, since none of the lipases has been obtained hitherto in crystalline form and, moreover, no fundamental separation of specificity has been achieved by any of the elaborate purification procedures employed by various investigators. It seems, therefore, that with today's biochemical

technique this question cannot be solved, at least as far as the realm of the vertebrates is concerned.

However, investigating the lipolytic systems of insects we obtained evidence which allows us to conclude that these enzymes contain at least two different parts, one of which is capable of splitting lower substrates, approximately up to the caprylic alcohol and caprylic acid esters (i. e. esters in which both acid and alcohol may contain each a maximum of six carbon atoms), whereas the second splits ester compounds having at least one constituent of longer carbon chain length. Into the first category fall also esters of low polyvalent alcohols such as glycerol.

Our investigation was carried out mainly with extracts from the eggs of two species of grasshoppers, *Dociostaurus maroccanus*, occurring regularly in some regions of the Euphrates valley, and of *Schistocerca gregaria*, which invaded Palestine in the Spring of 1947, furthermore with extracts prepared from various organs of these insects in the course of their life cycle. Finally, more evidence, corroborating our results obtained, was furnished by work on extracts prepared from larvæ of the silk worm, *Bombyx mori* L.

Extracts from the eggs of *Dociostaurus* show a strong lipolytic activity towards all three types of substrates mentioned above, namely methylbutyrate (and related esters), the butyrines, and olive oil. The splitting of olive oil by these extracts can be totally inhibited if incubation of the enzyme - substrate digest is performed in the presence of 0.18% of sodium taurocholate, without, however, impairing the splitting of the above-mentioned lower esters. The same is true with respect to the extracts from the eggs of *Schistocerca*, where inhibition is not total, but amounts to 75-80%. Extracts from the ovaria of the latter species do not produce any splitting of olive oil until the third day preceding oviposition, where suddenly an extensive splitting of this substrate may be observed. As was the case with the extracts from the eggs, sodiumtaurocholate exerts a strong inhibitory effect, again without interfering with the splitting of the lower esters. The fact that a certain specific enzymatic action disappears and then reappears in the course of the insects' life cycle and may be absent altogether in certain tissues was further corroborated by our findings that extracts from the thoraces of the sexually adult female (and also in females before the stage of copulation) did not split olive oil, but did split the other substrates quite strongly. No such distinction could be made in extracts from the digestive tract, which was active towards all three types of esters.

Investigating further the mechanism of the inhibition by sodium taurocholate, we found that it is obviously due to the interference with the contact established between substrate emulsion and enzyme complex. Upon combining either of them with sodium taurocholate, inhibition always proved to be total or 75% respectively, dependent upon whether extracts from *Dociostaurus* or *Schistocerca* were employed. If, however, the union of enzyme and substrate was effected beforehand, the addition of sodium taurocholate did not result in any inhibition except in case it was added in the first 30 seconds following the union of enzyme and substrate. Even then it was on a much reduced scale. This phenomenon proved not to be limited to olive oil only; it could be reproduced by replacing the latter by ethyl oleate, i. e. the glycerol by a monovalent alcohol. We found then that this inhibition is not final; when incubation is extended over the 24-hours limit, splitting sets in later, although on a much reduced scale, proving this inhibition to be a kind of "lag period" phenomenon. Employing a series of high synthetic esters, in which the number of carbons on either side of the ester linkage was gradually decreased, we found that this inhibitory effect decreased correlatively to the decrease of the longest unbranched carbon chain in the molecule of the ester, although a complete inhibition in course of the first 24-hour period could be produced only by ethyloleate. Inhibition thus decreased in the following order of magnitude: olive oil, ethyl oleate, cetyl acetate, decyl valerianate, and butyl valerianate. It is noteworthy that the degree of inhibition upon the splitting of cetyl acetate is much greater than that incurred by decyl

valerianate (although the total number of C-atoms in both is nearly equal), obviously because the carbon chain in the latter is divided into two fragments on both sides of the ester linkage, each of which are thus much shorter than the carbon chain of the cetyl radical.

The splitting of olive oil also differs from the splitting of the lower esters with respect to the p_H . Although the optimal p_H is slightly acid, the lower esters are split fairly well at p_H 7.8, where the splitting of olive oil comes to a complete halt. Extending our investigation then to the larvæ of the silkworm, *Bombyx mori* L., we divided the body of the latter into 2 parts, the digestive tract on the one hand, and the combined fat body and hæmolymph on the other. The series of esters employed in our above-mentioned report was extended by the further addition of butyl valerianate, ethyl valerianate, and ethyl butyrate. Whereas all were split by the extracts from the digestive tract in the course of the first 24 hours the lag-period phenomenon produced artificially in the afore-mentioned experiments, by the addition of the bile salt, was manifest with respect to the same esters without, however, the need of employing any inhibiting agent in this instance. Again, the splitting of the lower esters up to butyl valerianate did not show any retardation. It may thus be concluded that the lipolytic system of these insects can be divided into two main-parts, one of which is omnipresent and splits esters composed of short carbon chains to a certain upper limit, whereas the other part, splitting esters which contain longer carbon chains, is active only in certain tissues and at definite stages of the insects' life cycle, and is subject to the inhibitory effect of surface active agents or, as in the hæmolymph of the silkworm, to inhibitory effects of a still unknown nature, which can be overcome by prolonged incubation (up to 72 hours). Finally, in the grasshopper eggs, a sharp distinction between these enzymatic parts is possible by elevating the p_H of the incubation mixture to 7.8, which results in a complete inactivation of the olive oil splitting part of these extracts.

PAUL J. FODOR

Department of Biological and Colloidal Chemistry, of the Hebrew University, Jerusalem¹, February 5, 1949.

Present address: The National Cancer Institute, Bethesda (Md), U.S.A.

Zusammenfassung

Untersuchungen über die esterspaltende Wirkung lipolytischer Systeme aus den Eiern, der Muskulatur und den Fortpflanzungsorganen von Heuschrecken der Gattung *Schistocerca* und *Dociostaurus* ergaben das Vorhandensein zweier verschiedener enzymatischer Komponenten. Die eine, die niedere Ester spaltet, ist stets aktiv und in allen untersuchten Organen zu finden. Die andere, die Ölsäureester zu spalten vermag, ist periodenweise inaktiv und wird, abweichend von der ersten Komponente, durch Natriumtaurocholat weitestgehend oder vollständig gehemmt. Diese Hemmung wird *in vivo* offenbar durch oberflächenaktive Stoffe bewirkt, für die eine Latenzzeit von ca. 24 Stunden mit nachträglich einsetzender Spaltung charakteristisch ist. *In vitro* läßt sich das durch Zusatz von taurocholsaurem Natrium reproduzieren. Die Länge der Latenzzeit ist von der Zahl der Kohlenstoffatome in der Hauptkette der verwandten Estersubstrate abhängig. Sie sinkt mit dieser, bis sie ein Minimum erreicht, bei Verwendung noch niedriger Substrate verschwindet sie vollständig.

¹ P. J. FODOR, *Enzymologia* 12, 333 (1948); 12, 343 (1948); 13, 57 (1948); 13, 66 (1948).

REGENERATIONES

Literatursammlung für das Gmelin-Institut

Die Arbeiten an der Fortführung des Gmelin-Handbuches der anorganischen Chemie sind vom Gmelin-Institut im Frühjahr 1946 in Clausthal-Zellerfeld (Britische Besatzungszone Deutschlands) wieder aufgenommen worden, vgl. hierzu den Bericht über das Gmelin-Institut, Exper. 3, 426 (1947). Im Februar des laufenden Jahres ist die erste Nachkriegslieferung des Handbuches, die Verbindungen des Selen, zur Ausgabe gekommen. Weitere Lieferungen befinden sich im Druck (Antimon, Platin, Kalzium) bzw. in Bearbeitung (Sauerstoff, Schwefel, Silizium, Arsen, Magnesium, Aluminium, Titan, Platinmetalle), so daß mit dem Abschluß der sogenannten 8. Auflage des Handbuches im Rahmen des auf dem XI. Int. Chemiekongreß in London 1947 festgelegten 10-Jahre-Plans bis 1960 zu rechnen ist.

Eine besondere Schwierigkeit bereitet dem Arbeitskreis die selbstverständliche Erfüllung der Grundforderung des Handbuches: sämtliche textlichen Formulierungen ausschließlich auf Grund des Studiums des Originalschriffturns vorzunehmen. Eine entscheidende Hilfestellung für die Schrifftumsbeschaffung bringen die Aktionen des Advisory Council on Beilstein and Gmelin (IAC) der International Union of Chemistry (Chairman Prof. Dr. A. R. TODD, Cambridge, Secretary Prof. Dr. H. J. EMELÉUS, Cambridge, Schweizer Mitglied des IAC Prof. Dr. PL. A. PLATTNER, Zürich) und des Compendia Committee der American Chemical Society (Chairman Prof. Dr. H. B. HASS, Lafayette, USA.), durch die der Institutsbibliothek die wichtigsten nicht-deutschen Zeitschriften im allgemeinen ab 1946 zur Verfügung gebracht werden. Aber es bleibt die durch die Kriegereignisse geschaffene Lücke im Schrifftum vor 1945, die durchschnittlich 30–35 % der erforderlichen Zeitschriften ausmacht.

Vom Ausfall besonders betroffene Arbeitsgebiete:

Anorganische Chemie	Wirtschaftschemie
Physikalische Chemie	Metallurgie
Analytische Chemie	Metallographie
Kolloidchemie	Eisen und Stahl
Elektrochemie	Nichteisenmetalle
Korrosion und Passivität	Leichtmetalle
Chemie des heterogenen Gleichgewichts	Experimentelle Physik, und zwar Kern- und Atomphysik, Radioaktivität, mechanische, thermische, optische, elektrische und magnetische Eigenschaften der Materie
Chemische Technologie	Geschichte der Chemie
Mineralogie	
Kristallographie	
Geologie und Lagerstättenkunde	
Geochemie	
Aufbereitungskunde	

Die Arbeiten des Gmelin-Handbuchs sind wirkungsvoll zu unterstützen durch Separatasendungen laufend aus neuester Zeit, und vom Beginn der klassischen Periode der Chemie bis 1945. Es wird gebeten, die Sonderdrucke unmittelbar an Prof. Dr. E. PRIETSCHE, Gmelin-Institut, Clausthal-Zellerfeld 1, Altenauer Straße 24, oder an die Redaktion der «Experientia», Basel 10, Elisabethenstrasse 15, zu senden.

Congrès - Kongresse - Congressi - Congresses

(SWITZERLAND)

Second International Biometric Conference, Geneva

The Second International Biometric Conference will be held at the University of Geneva in Switzerland on August 30 to September 2, under the sponsorship of the Biometric Society. Aspects of biometry which will be

considered in the scientific sessions include recent applications in genetics, teaching and education, experimental design, the present status of the science, industrial applications and biological assay. The conferences will close with a session of contributed papers.

Further information and reservations are obtainable through the Secretary of the Conference Committee, Professor ARTHUR LINDER, 24 Avenue de Champel, Geneva, Switzerland.

ESPAGNE

XXII^e Congrès intern. de chimie industrielle

Barcelone, 23–30 octobre 1949

Le XXII^e Congrès international de Chimie industrielle, organisé par la «Société de chimie industrielle» avec le concours des Industries chimiques espagnoles, se tiendra à Barcelone du 23 au 30 octobre 1949.

M. ANTONIO LIOPIS, président de la Cámara Oficial de la Industria, préside le Comité exécutif et le Prof. JOSÉ AGELL Y AGELL le Comité scientifique et technique.

Ce Congrès comportera 25 sections de travail:

- 1^o a) Laboratoire d'analyse. Equipement et outillage.
b) Méthodes d'analyse. Méthodes chimiques et biologiques.
- 2^o Installation et aménagement de l'usine. Contrôle et régulation automatique.
- 3^o Eaux.
- 4^o Procédés de fabrication. (Opérations mécaniques, physiques et physico-chimiques des industries de la chimie.)
- 5^o Combustibles solides et gazeux.
- 6^o Combustibles liquides.
- 7^o Préparation des minerais, métallurgie.
a) Fer. b) Métaux non ferreux.
- 8^o Matériaux de construction, chaux, ciment, plâtre.
- 9^o Verrerie, céramique, émaillerie, réfractaires.
- 10^o Industrie chimique minérale, fabrication des engrais, terres rares, corps radioactifs, électrochimie et industries inorganiques diverses.
- 11^o Industries pharmaceutiques.
- 12^o Produits intermédiaires, matières colorantes, produits photographiques, poudres et explosifs.
- 13^o Matières grasses, savons. Essences et parfums.
- 14^o Peintures, vernis, pigments, produits pour l'écriture et l'impression graphique, produits d'entretien.
- 15^o Résines naturelles, caoutchouc, matières plastiques artificielles.
- 16^o Cellulose et papiers.
- 17^o a) Textiles naturels et artificiels.
b) Blanchiment, teinture, impression et apprêts.
- 18^o Extraits tinctoriaux et tannants. Industrie de la tannerie, colles et gélatines.
- 19^o Industries de fermentation.
- 20^o Industries agricoles.
- 21^o Industries alimentaires.
- 22^o Industries de la conservation et du froid.
- 23^o Organisation scientifique et technique de la recherche et de l'enseignement. Bibliographie et brevets.
- 24^o Organisation sociale, législation, hygiène et sécurité.
- 25^o Organisation commerciale, transports et douanes.

Chaque congressiste a la faculté de présenter 2 communications au maximum.

Tous renseignements peuvent être demandés au secrétariat de la «Société de chimie industrielle», 28, rue Saint-Dominique, Paris VII^e.

Corrigendum

C. SCHÖPF, *Konstitution und Bildungsmechanismus des Pavins*, Exper. 5, 201 (1949).

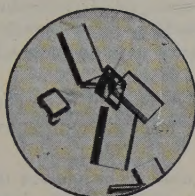
Nach dem Erscheinen eingegangene Mitteilung des Autors: 3. Zeile, 3. Absatz, linke Kolonne soll heißen: *N-Methyl-isopapaverin (II)* statt *N-Methyl-dihydro-isopapaverin (II)*.

SECALE-ALKALOIDE SANDOZ

Die Chemiker und Pharmakologen der Sandoz AG. sind an der Aufklärung der Mutterkorn-Chemie und -Pharmakologie führend beteiligt.

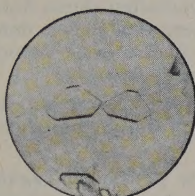
Polypeptidalkaloide

1. Brenztraubensäuregruppe

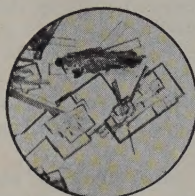


Ergotamin

Stoll 1918

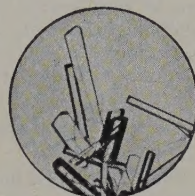


Ergotaminin



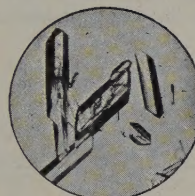
Ergosin

Smith und Timmis 1937



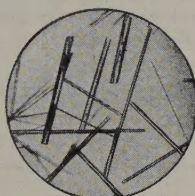
Ergosinin

2. Dimethylbrenztraubensäuregruppe

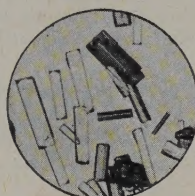


Ergocristin

Stoll und Burckhardt 1937

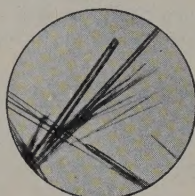


Ergocristin

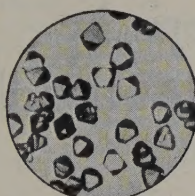


Ergokryptin

Stoll und Hofmann 1943

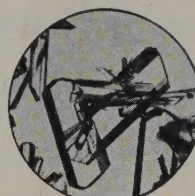


Ergokryptinin



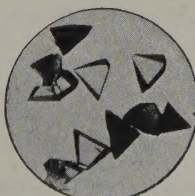
Ergocornin

Stoll und Hofmann 1943



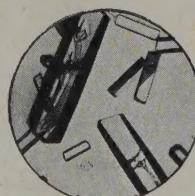
Ergocorninin

Alkanolamidalkaloide



Ergobasin

Stoll und Burckhardt 1935



Ergobasin

Smith und Timmis 1936

(Partialsynthese: *Stoll und Hofmann 1936*)

Eclogae Geologicae Helvetiae

Zeitschrift der Schweizerischen Geologischen Gesellschaft

Redaktion: W. Nabholz, Basel

Erscheint seit 1888

24,5 × 17 cm. Jährlich 2 Hefte à ca. Fr. 12. — (je nach Umfang). Spezialverzeichnis auf Verlangen.

Mit der Herausgabe der *Eclogae Geologicae Helvetiae* bezweckt die Schweizerische geologische Gesellschaft die Förderung der geologischen Wissenschaften, sowohl vom schweizerischen als auch vom allgemeinen Standpunkt aus. Die in deutscher, französischer, italienischer oder englischer Sprache veröffentlichten wissenschaftlichen Originalarbeiten, deren Autoren meist der Gesellschaft angehören, sind regional nicht beschränkt und betreffen neben den vielseitigen geologischen Problemen der Schweiz beliebige europäische und überseeische Gebiete. Auch paläontologische und mikropaläontologische Themen sind darunter stets vertreten.

Die beiden pro Jahr erscheinenden Hefte ergeben zusammen einen Jahresband von etwa 400 Seiten, dessen sorgfältige und reiche Illustration durchschnittlich über 80 Textfiguren und 15 Tafeln umfaßt.

Die *Eclogae* enthalten ferner Berichte über die jährlichen Tagungen und Exkursionen der Schweizerischen geologischen und der Schweizerischen paläontologischen Gesellschaft sowie über die außerordentlichen Zusammenkünfte, die der Behandlung bestimmter geologischer Probleme gewidmet sind. Im besondern gelangen dabei auch die an den Tagungen gehaltenen wissenschaftlichen Referate zur Veröffentlichung. Die Publikation der «Vorläufigen Mitteilungen» von Mitarbeitern der Geologischen Kommission der SNG. dient zur Orientierung über neue Resultate, die bei der geologischen Landesaufnahme der Schweiz erzielt werden.

Die *Eclogae* geben somit ein aufschlußreiches Bild von der mannigfaltigen wissenschaftlichen Tätigkeit der Schweizer Geologen im In- und Ausland; sie gehören zu den geologischen Periodica, die in Europa und Übersee wesentliche Beachtung finden.

VERLAG BIRKHÄUSER, BASEL 10 (Schweiz)

Schweizerische Paläontologische Abhandlungen

Mémoires suisses de paléontologie

Herausgegeben von einer Kommission der Schweiz. Naturforschenden Gesellschaft: B. Peyer (Zürich), Präsident; P. Revilliod (Genf), Vizepräsident; S. Schaub (Basel), Redaktor und Sekretär; J. Favre (Genf); M. Reichel (Basel)

32 × 24 cm. Erscheinen seit 1874

Preise: Vol. 1—50 je Fr. 40.—; Vol. 51—63 je Fr. 50.—; Vol. 64 und folgende je Fr. 65.—.

Die Schweizerischen Paläontologischen Abhandlungen bilden die Fortsetzung der von 1874 bis 1939 erschienenen «Abhandlungen der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft» (*Mémoires de la Société paléontologique suisse*). Unter dem alten Titel sind erschienen: Band I—LXII, unter dem neuen: Band 63—65. Die Abhandlungen erscheinen in Quartbänden von ungefähr 250 Seiten mit ca. 15 Tafeln und sind zur Publikation von solchen Arbeiten aus dem Gebiet der Paläontologie bestimmt, die einer umfangreichen Illustration bedürfen. Sie nehmen Arbeiten auf von Schweizern über Materialien jeglicher Provenienz. Arbeiten von Ausländern können nur veröffentlicht werden, wenn sie sich auf schweizerische Materialien beziehen oder auf ausländische Materialien, die in schweizerischen Museen liegen. Die Autoren können sich nach Belieben der deutschen, französischen oder italienischen und ausnahmsweise, auf Beschluß der Kommission, auch einer anderen Sprache bedienen.

Über den Inhalt der Bände und die Preise der ebenfalls käuflichen Separata orientiert ein beim Verlag erhältlichliches Inhaltsverzeichnis.

VERLAG BIRKHÄUSER, BASEL 10 (Schweiz)